©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



# Tarn- oder Warntrachten – ein Vergleich larvaler und imaginaler Strategien bei Saturniinen (Lepidoptera: Saturniidae)[1]

von

Rolf G. OBERPRIELER und Wolfgang A. NÄSSIG[2]

**Zusammenfassung:** Die Tarn- und Warntrachten sowohl der Altraupen wie der Imagines der Unterfamilie Saturniinae werden kategorisiert und verglichen. Die Hypothese, daß kein Zusammenhang zwischen larvaler und imaginaler Tracht besteht, wird meist mit hoher statistischer Wahrscheinlichkeit angenommen. Im Rahmen der Studien der Präimaginalstadien werden einige systematische Änderungen durchgeführt: Die frühere Unterfamilie Ludiinae wird zu einer Tribus innerhalb der Saturniinae reduziert; die Triben Micragonini und Decachordini werden dazu in Synonymie gestellt. Dazu werden eine Vielzahl von Merkmalen angegeben.

## Cryptic or warning colour patterns – a comparison of larval and adult strategies in Saturniinae (Lepidoptera, Saturniidae)

**Abstract:** The larval and adult colour patterns of the subfamily Saturniinae are analyzed, categorized and compared, and the possible existence of a correlation between them is investigated. The patterns of adult Saturniinae are divided into five categories: I – both pairs of wings with eyespots, warning; II – both pairs of wings with eyespots, cryptic; III – forewings cryptic, hindwings with frightening eyespots; IV – both pairs of wings leaf-mimetic; V – both pairs of wings with triangular, hyaline windows. The larval patterns are categorized as cryptic (T) or warning (W), the former type divided into generally cryptic (T1), cryptic with warning pattern in close proximity (T2), countershaded (T3), shape-disruptive (T4) and shadow-eliminating (T5), and the latter type divided into aposematic (W1) and pseudaposematic (W2). The genera of Saturniinae are listed by tribes in table form, together with their approximate species numbers, geographical distribution and categories of adult and larval colour patterns. In order to assess the possible

---

[1] = Eine Kurzfassung dieser Arbeit wurde auf der 83. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft (4.–9. Juni 1990 in Frankfurt am Main) als Poster präsentiert (siehe NÄSSIG & OBERPRIELER 1990). Der Beitrag wird hier ausführlich überarbeitet und ergänzt abgedruckt.

[2] = 28. Beitrag zur Kenntnis der Saturniidae.

*Nachr. entomol. Ver. Apollo*, Frankfurt/Main, N.F. **15** (3): 267–303, November 1994;
ISSN 0723-9912.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



taxonomic significance of these patterns, some changes to the traditional classification system of the family Saturniidae are proposed, namely the inclusion of the subfamily Ludiinae as a tribe in Saturniinae, and the inclusion of the genera *Micragone* and *Decachorda* in Ludiini. Micragonini BOUVIER 1927 and Decachordini BOUVIER 1934 are therefore treated as **new synonyms** of Ludiini AURIVILLIUS 1904. The genera of the five tribes recognized in the Saturniinae, viz. Saturniini, Attacini, Ludiini, Pseudapheliini and Bunaeini, are listed in a tentative phylogenetic sequence as based largely on larval characters. The enumeration of the genera of Saturniinae and their approximate species numbers allows a more reliable estimate to be made of the species numbers of the subfamily and family, which are totalled as ca. 560 and ca. 1200, respectively.
It is concluded that the colour patterns do, in some cases, characterize certain genera as well as higher taxonomic groups but are apparently very plastic in others. The hypothesis that larval and adult colour patterns are independent from each other is accepted in most groups with high statistical significance. The general absence of a correlation between larval and adult patterns is discussed with particular reference to body size, defensive mechanisms, unpalatability and mimicry, and it is concluded that in both larval and adult Saturniinae defensive mechanisms are limited and generally only effective against small predators, whereas defence against larger predators is predominantly by camouflage (crypsis) and by bluffing (pseudaposematism). It is suggested that effective defensive colour patterns are crucially important in the larval stage but less so in the short adult stage, which is concerned primarily with speedy reproduction.
The monophyly of the revised tribe Ludiini is discussed in an appendix.

## Einleitung

Raupen wie Imagines der Familie der Nachtpfauenaugen (Lepidoptera: Saturniidae) zeigen eine große Vielfalt von Trachten. Es wird hier der Versuch unternommen, in der Unterfamilie Saturniinae diese Trachten gemäß ihres dominant tarnenden beziehungsweise warnenden Aspekts zu klassifizieren und die Strategien der Altraupen wie der Imagines miteinander zu vergleichen. Die Schutztrachten der Saturniidae sind bisher nur sehr vereinzelt (WALDBAUER & STERNBURG 1976, JEFFERSON et al. 1976, STERNBURG et al. 1977) oder ansatzweise (NÄSSIG & OBERPRIELER 1990, OBERPRIELER 1991) untersucht worden; dies ist der erste Versuch, diese Trachten in der Familie generell zu analysieren. Wir beschränken uns hier vorläufig auf die Unterfamilie Saturniinae, weil über diese Gruppe weltweit prozentual für vergleichweise viele Arten die Präimaginalstadien bekannt sind.

In anderen Schmetterlingsgruppen, z. B. Nymphalidae (Danainae und andere), Papilionidae, Arctiidae, Geometridae u. a. – vergl. die tabellarischen Übersichten bei DUFFEY (1980) und BOWERS (1990) –, nehmen die Raupen zum Teil mit der Nahrung Gift- oder Abwehrstoffe ihrer Futterpflanzen auf, speichern sie im Körper und „zeigen" diese Un-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



genießbarkeit gegenüber optisch orientierten Prädatoren mittels auffälliger, warnender Färbung und entsprechendem Verhalten an (Aposematismus). Diese gespeicherten Abwehrstoffe lassen sich in der Regel (aber nicht immer) auf die Imagines übertragen, so daß auch diese geschützt sind; entsprechend sind in diesen Gruppen auch die Falter meist bunt und auffällig gefärbt. Erste Beobachtungen wiesen darauf hin, daß diese Korrelation bei Saturniiden offenbar nur in Einzelfällen gegeben ist. In dieser Arbeit werden die Beziehungen zwischen larvalen und imaginalen Trachten der Saturniinae erstmals vergleichend quantitativ analysiert; es wird speziell statistisch geprüft, ob eine Nullhypothese „Larvale und imaginale Tracht sind voneinander unabhängig" angenommen werden kann.

Die Gattungen der Saturniinae werden für diese Untersuchung tribenweise in Tabellenform aufgelistet, zusammen mit ihrer Artenzahl, geografischen Verbreitung und den imaginalen und larvalen Trachtentypen. Dazu werden einige Änderungen am gängigen Klassifikationssystem der Saturniidae vorgenommen. Die tabellarische Auflistung der Gattungen der Saturniinae mit Artenzahlen erlaubt gleichzeitig eine Übersicht über die ungefähre Artenzahl aller betroffenen Taxa nach dem heutigen Stand der Kenntnis sowie der der bisher bekannt gewordenen Larven dieser Gruppe. Die Artenzahl der Saturniinae (und damit auch der Familie Saturniidae) ist in letzter Zeit immer nur sehr spekulativ angegeben worden, da seit dem Lepidopterorum Catalogus (SCHÜSSLER 1933–1936) keine umfassende Artenliste der Familie vorliegt, die des Catalogus aber durch zahlreiche Neubeschreibungen völlig veraltet ist. Zwar ist eine genaue Erfassung der Artenzahlen der Saturniinae zur Zeit nicht möglich, weil mehrere Gattungen, besonders die sehr artenreichen, dringend einer taxonomischen Überarbeitung bedürfen, aber die Berücksichtigung dieser Neubeschreibungen und anderer taxonomischer Arbeiten bei den vorliegenden Artenzahlen ermöglicht eine sehr viel genauere Schätzung der Artenvielfalt dieser Unterfamilie.

## Grundlage der Analyse, Vorgehensweise

Basis der Auswertung war bei den Imagines die Klassifizierung in fünf Kategorien sowie bei den Raupen die Einteilung der Altraupen (jeweils nur das letzte Stadium berücksichtigt) in zwei Haupt- und sieben Unterkategorien. Die Einteilung der Raupen in die Kategorien wurde so vorgenommen, daß beurteilt wurde, wie eine ausgewachsene Raupe im

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



grünen Laubwerk aus der Entfernung von etwa 0,5 m bis 1 m auf optisch orientierte Prädatoren wirken würde. Analog wurde bei den Imagines gemäß der natürlichen Ruhehaltung tagsüber der meist nachtaktiven Falter verfahren. Da bei fast allen Saturniidenarten noch keine autökologischen Untersuchungen über das Verhalten und die bevorzugten Ruheplätze von Raupe oder Falter im Freiland (und somit über Farbe, Muster und Struktur der natürlichen Umgebung) vorliegen, ist bei dieser Einschätzung eine gewisse Subjektivität unvermeidbar.

Ergänzend zu der Einteilung in tarnende oder warnende Kategorien werden für die Raupen noch Angaben zu den effektiv vorhandenen mechanischen oder chemischen Wehrorganen gemacht; die Scoli, die bei allen bekannten Saturniidenraupen den Ort solcher Wehrorgane darstellen, werden in Anlehnung an die Einteilung von NÄSSIG (1989) aufgelistet.

Als Datenbasis bei den Larvaltrachten und Scolustypen wurden die Ergebnisse eigener Zuchten der Autoren in den letzten 1–2 Jahrzehnten mit entsprechendem Farbdiamaterial genommen; zusätzlich konnte dankenswerterweise auf Protokolle und Farbdias anderer Züchter zurückgegriffen werden. Weiterhin wurde die vorhandene Literatur ausgewertet, wobei dort nicht immer genügend Details für zweifelsfreie Klassifizierungen vorlagen. Für die Imagines wurde, soweit die Arten nicht in den Sammlungen der Autoren vorliegen, auf Farbabbildungen in der Literatur sowie Museumsmaterial zurückgegriffen.

Getestet wurde mittels Chi-Quadrat-Test bzw. Fishers Exaktem Test, ob die Nullhypothese „Larvale und imaginale Tracht sind voneinander unabhängig" angenommen werden kann. Zur Auswertung gelangten nur die Arten, bei denen sowohl Raupe wie Imago bekannt sind.

## Kategorisierung der Trachten (vergl. Tabelle 1)

TYPEN DER IMAGINALEN TRACHTEN IN RUHESTELLUNG:

**I** = Beide Flügelpaare mit Augenflecken, dominant warnend. Die Falter haben generell entweder große bis sehr große Augenflecken auf stark kontrastierendem Grund (Abb. 1), oder aber reduzierte Augenflecken auf sehr hellem (gelbem oder weißem) Grund (Abb. 2).
Wertung als **w** (= warnend) in der Auswertung.

**II** = Beide Flügelpaare mit Augenflecken, dominant tarnend. Die Augenflecken sind meist klein und der Flügeluntergrund grün, gelb oder

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



braun, oft mit starkem, formauflösendem Muster (Abb. 3, 9). Vielfach treten Übergänge zu Typen I und IV auf.
Wertung als **t** (= tarnend) in der Auswertung.

**III** = Vorderflügel tarnend, Hinterflügel mit Schreckaugen. Die Vorderflügelaugenflecke sind meist stark reduziert, die der Hinterflügel dagegen besonders groß und vielfarbig auf kontrastierendem Flügelgrund, als Schreckeffekt (Abb. 4) oder Augennachahmung (Abb. 5) (siehe Diskussion). In Ruhestellung werden die Vorderflügel über die Hinterflügel heruntergezogen, bei Störung aber ruckartig hochgezogen, die Schreckaugen der Hinterflügel entblößend, und bei intensiver Irritation vielfach in Abständen hart über dem Körper zusammengeschlagen.
Wertung als **t** (= tarnend) in der Auswertung.

**IV** = Beide Flügelpaare blattmimetisch tarnend. Die Augenflecke beider Flügelpaare sind stark reduziert bis abwesend oder in schuppenlose Fenster umgewandelt. Der Flügeluntergrund täuscht generell trockenes Laub oder Rinde vor, oft mit Blattrippennachahmung und ausgeschnittenen Flügelrändern (Abb. 6).
Wertung als **t** (= tarnend) in der Auswertung.

**V** = Beide Flügelpaare mit hyalinen Dreiecksflecken. Dieser Trachtentyp ist charakteristisch für die Attacini und in der Einordnung nicht ganz eindeutig. Je nach der Grundfarbe der Flügel mag er dominant warnend oder dominant tarnend sein: warnend bei roten und schwarzen Grundtönen (Abb. 7) (= **Vw**), tarnend bei braunen und grünen (Abb. 8) (= **Vt**). Auch eine neutrale Einordnung ist nicht auszuschließen, da die Falter in Ruhestellung meist die Flügel schräg hochstellen und sowohl die Ober- als auch die (meist tarnende) Unterseite der Flügel zeigen. Ebenfalls typisch für die Attacini ist das Zeichnungsmuster des Vorderflügelapex, das im Extremfall bei *Attacus* einen Schlangenkopf mit Maul und Auge (Abb. 8) zu imitieren (PEIGLER 1989: 89, 104) und damit eine Warnung im Nahbereich mit Tarnung aus der Entfernung zu kombinieren scheint (siehe Diskussion).
Wertung einmal als **t** (= tarnend), einmal als **w** (= warnend) in der Auswertung.

TYPEN DER LARVALEN TRACHTEN (LETZTES STADIUM):

**T** = Dominant tarnend. Die Raupen sind aus etwa 0,5 m bis 1 m Entfernung auf ihrer natürlichen Futterpflanze getarnt, mögen aber im Nahbereich warnende Musterdetails aufweisen. Die Tarnung wird vielfach durch spezielle Körperformen oder Farbkontraste verstärkt, ebenso durch spezifische Ruhehaltungen.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**T1** = generell tarnend. Meist einfarbig grün, oft mit hellem Lateralstreif (Blattrippennachahmung) (Abb. 10, 11).

**T2** = tarnend mit warnenden Musterdetails im Nahbereich, meist auffällig gefärbte (dominant rot) Scoli (Abb. 12, 13).

**T3** = gegenschattiert. Die funktionelle Oberseite (= Ventralseite) der Raupe ist dunkler gefärbt als die funktionelle Unterseite (= Dorsalseite), die ein Prädator von unten gegen die hellere Blattunterseite und den Himmel sieht (Abb. 14, 15).

**T4** = formauflösend. Körperauswüchse (z. B. fleischige Zapfen) und/oder helle Farbflecke (z. B. Silberdornen) teilen die Körperform und den Umriß optisch in kleinere Segmente auf, die selbst große Raupen zwischen kleinen Blättern schwer sichtbar werden lassen (Abb. 16, 17).

**T5** = schattenaufhebend. Laterale Auswüchse (Längskiele, Reihen von Borstenbüscheln) und eine dorsoventrale Abplattung des Körpers verhindern ein Schattenwerfen des Körpers bei Raupen, die auf größeren Flächen ruhen (große Blätter, Rinde usw.) (Abb. 18).

**W** = Dominant warnend. Die Raupen sind selbst aus größerer Entfernung auffällig gefärbt, in Farbkombinationen von schwarz/blau, weiß/gelb oder rot/orange. Die Auffälligkeit wird vielfach durch Geselligkeit erhöht, ebenso durch Drohhaltungen, die die Warnfarben und Wehrorgane (Borsten) der Raupe voll entblößen.

**W1** = aposematisch. Der Warnfarbigkeit liegt eine wirkliche Ungenießbarkeit oder Giftigkeit der Raupe zugrunde, die entweder auf Wehrborsten und -sekrete (Abb. 19, 20) oder auf im Körper enthaltene Giftstoffe (Abb. 21; vergleiche auch die gleichfalls schwarzweiß gemusterte Raupe von *Pseudaphelia apollinaris,* Abb. 35 in NÄSSIG 1994 b, die gleichfalls an giftigen Pflanzen frißt) zurückgeht.

**W2** = pseudaposematisch. Die Raupe ist allem Anschein nach nicht wirklich giftig oder ungenießbar, sondern blufft nur (Abb. 22, 23) (siehe Diskussion).

## Das System der Saturniidae

Für die Untersuchung der möglichen systematischen Bedeutung der verschiedenen imaginalen und larvalen Trachten sind die Verwandtschaftsverhältnisse der Gattungen zueinander von großer Wichtigkeit. Da die-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**Tabelle 1:** Kategorisierung der imaginalen und larvalen Trachtentypen der Saturniinae sowie der Typen larvaler Scoli, zusammenfassend (zur Erklärung der Abkürzungen in den Tabellen 2–6).

TYPEN DER IMAGINALEN SCHUTZTRACHTEN IN RUHESTELLUNG:

I = beide Flügelpaare mit Augenflecken; dominant warnend
II = beide Flügelpaare mit Augenflecken; dominant tarnend
III = Vorderflügel tarnend, Hinterflügel mit Schreckaugen (gewertet als tarnend)
IV = beide Flügelpaare blattmimetisch tarnend
V = beide Flügelpaare mit hyalinen Dreiecksflecken
(unterteilt in dominant warnende [Vw] und dominant tarnende [Vt] Trachten)

TYPEN DER LARVALEN SCHUTZTRACHTEN IM LETZTEN STADIUM:

T = dominant tarnend
T1 = generell tarnend
T2 = tarnend mit warnenden Musterdetails im Nahbereich
T3 = gegenschattiert
T4 = formauflösend
T5 = schattenaufhebend
W = dominant warnend
W1 = aposematisch
W2 = pseudaposematisch

TYPEN DER LARVALEN SCOLI (nach NÄSSIG 1989):

1 = Stechborstenscoli
2 = Sekret(stech)borstenscoli
3 = Scoli sekundär reduziert
4 = Spritzkuppelscoli
5 = „Hörner"
6 = Stechdornscoli
6a = Übergangstyp zwischen Sternwarzen und Stechdornscoli

se jedoch bei den Saturniinen bislang noch sehr ungenügend erforscht sind und die zur Zeit gebräuchliche Klassifikation präimaginale Merkmale so gut wie gar nicht berücksichtigt, werden hier einige Veränderungen am System vorgenommen, die mit unseren neueren präimaginalmorphologischen Erkenntnissen besser in Einklang zu bringen sind. Die hier verwendeten höheren Taxa sind in einigen Fällen noch nicht sicher als Monophyla zu belegen, und die Reklassifizierung der Unterfamilie ist noch nicht abgeschlossen; weitere Studien in den nächsten Jahren werden noch offene Probleme lösen. Die Aufstellung der Gattungen in den Tabellen ist ebenfalls verstärkt larvalmorphologisch und ansatzweise phylogenetisch ausgerichtet.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



Ein streng phylogenetisches Klassifikationssystem der Saturniidae liegt bislang noch nicht vor. In der klassischen Literatur werden verschiedene miteinander konkurrierende, rein typologische Systementwürfe verwendet. Das heute meist verwendete, schon teilweise verwandtschaftlich interpretierte System geht auf MICHENER (1952) zurück, der sich jedoch vorrangig mit den Saturniiden der Neuen Welt befaßt und daher wenig zur Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb der (hauptsächlich altweltlichen) Unterfamilie Saturniinae beigetragen hat. Die gängige Klassifikation dieser Unterfamilie (z. B. ROUGEOT 1962, PINHEY 1972) geht auf BOUVIERS (1927, 1928, 1936) rein typologisch ausgerichtetes System zurück, das zudem keine präimaginalen Merkmale berücksichtigt.

Die **Saturniini** (Tabelle 2) bilden eine Gruppe, deren Monophylie sich zur Zeit noch nicht zweifelsfrei nachweisen läßt. Die Zusammenstellung hier beruht in erster Linie auf Übereinstimmungen im männlichen Genitalapparat und der Larvalmorphologie sowie im Kokonbau; nicht alle dieser Merkmale lassen sich zur Zeit als Synapomorphien interpretieren. Deswegen ist auch die Reihenfolge der Gattungen noch provisorisch. Die Gattung *Rhodinia* könnte das Adelphotaxon zur Tribus Attacini sein und wäre dann vielleicht am besten noch dort unterzubringen.

Die **Attacini** (Tabelle 3) bilden in der klassischen Abgrenzung eine mit Sicherheit monophyletische Gruppierung, die sich durch eine Vielzahl apomorpher Merkmalsausprägungen definiert.

Die **Ludiini** (Tabelle 4) werden hier ebenso wie die Attacini und Bunaeini als Tribus in die Saturniinae gestellt, weil der Grundbauplan der Scoli ihrer Larven zumindest in den ersten Stadien grundsätzlich übereinstimmt (Abwandlungen des „Sternwarzen"-Typs), eine offenbar verläßliche Synapomorphie für die Unterfamilie (bei den Pseudapheliini liegen bisher für eine abschließende Betrachtung noch zu wenig Informationen vor; die bekannten Raupen passen aber durch ihre $L_1$ gut dazu, trotz abweichender Gestalt der Altraupen). Die Scoli der neuweltlichen Arsenurinae, Ceratocampinae und Hemileucinae und der altweltlichen Agliinae und Salassinae dagegen sind grundsätzlich anders gebaut (siehe unter anderem NÄSSIG 1989, 1994 b), indem sie keine Abwandlungen des echten „Sternwarzen"-Typs darstellen. Auch die von MINET (1994) neuerdings wieder zu den Saturniidae gezogenen Oxyteninae und Cercophaninae scheinen (soweit heute die Raupen bekannt sind) keine „Sternwarzen" aufzuweisen.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



Die Komposition der Tribus Ludiini (vergl. JORDAN 1922) wird hier mit der Aufnahme der Gattungen *Micragone* WALKER und *Decachorda* AURIVILLIUS erweitert (vergl. Tabelle 4). In dieser Zusammensetzung zeichnet sich die Tribus durch mehrere gemeinsame Merkmale aus, von denen die meisten sehr wahrscheinlich als Synapomorphien zu bewerten sind. Die wichtigsten dieser Merkmale sind:
– der starke Sexualdimorphismus der Imago;
– der flach quadrupektinate männliche Fühler mit laterоterminal entspringenden, flachen Rami (Ausnahme: *Goodia* und *Decachorda*);
– die Beteiligung des 8. Tergits beim männlichen Genitalapparat („Superuncus"; Ausnahme: *Ludia* und *Vegetia*);
– der kuppelartige Stechborstenscolus (Verruca) ohne sichtbare, flüssige Sekretabgabe (aber wahrscheinlich Histamine) der Larve;
– die langen, gefiederten („plumosen") oder kurzstacheligen (*Holocerina, Micragone*) Sekundärhaare der Larve;
– der ausgeprägte Polymorphismus der Larve (meist ein tarn-/warnfarbiger Dimorphismus);
– die hellbraune, gerunzelte Puppe mit deutlichem Kremaster;
– der dünnwandige, zwischen Detritus auf dem Boden am Stamm der Futterpflanze gesponnene Kokon mit „krümeligem" Vorderende als Schlupföffnung; und wahrscheinlich auch
– ein charakteristischer Typ von Sexualpheromon (vergl. PRIESNER 1968).
(Vergleiche auch die weitere Diskussion zur Monophylie der Ludiini sensu nov. im Anhang.)

All diesen Merkmalen nach ist *Micragone* ganz eindeutig zu den Ludiinen zu rechnen und der charakteristische Thorakalkiel als Autapomorphie der Gattung zu werten. Ihre genaue Stellung innerhalb der Ludiini ist noch ungewiß; dem männlichen Genital und den reduzierten Augenflecken nach steht sie den Goodiina näher als den Ludiina. Die monotypische Tribus Micragonini BOUVIER 1927 wird somit als Synonym zu Ludiini AURIVILLIUS 1904 gestellt. DARGE (1990) war wohl der erste rezente Autor, der (allerdings ohne Erläuterung) *Micragone* zu den Ludiinen stellte.

Die Stellung von *Decachorda* in der Tribus Ludiini ist weniger eindeutig, hauptsächlich des breit bipektinaten männlichen Fühlers wegen. Auch im Sexualpheromon zeigt sie keine so deutliche Übereinkunft mit den Ludiini s. str. wie *Micragone,* sondern besitzt offenbar einen eigenen Pheromontyp (PRIESNER 1968). Die Larve von *Decachorda* weist

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**Tabelle 2:** Trachtenanalyse und Artenzahlen der Tribus Saturniini. Abkürzungen siehe in Tabelle 1.

| Gattung | Artenzahl (davon Raupen bekannt) | Geografische Verbreitung | Imaginale Tracht (jew. in Klammern die betr. Artenzahl) | Larvale Tracht | Scolitypen der Raupen |
|---|---|---|---|---|---|
| *Actias*-Gruppe (siehe NÄSSIG 1991 a) | | | | | |
| *Actias* | ca. 20 (9) | Holarkt./trop. Asien | II | T1/T2 (8), T4 (1) | 1 (8), 3 (1) |
| *Argema* | 4 (2) | Afrika/ Madagaskar | II | T1/T4 (2) | 1 (2) |
| *Saturnia* s. l. (siehe NÄSSIG 1994 a) | | | | | |
| *S. (Rinaca)* | ca. 13 (8) | Ostpal./trop. Asien | I (ca. 9), II (3), III (1) | T1/T2 (5), W2 (3) | 1 (5), 2 (2) 3 (1) |
| *S. (Saturnia)* | ca. 5 (4) | Paläarkt./trop. Asien | I | T2 (2), W2 (2) | 1 (2), 2 (2) |
| *S. (Eudia)* | ca. 3 (3) | (West-?)Paläarkt. | I | T2 (2), W2 (1) | 2 (3) |
| *S. (Calosat.)* | 3 (3) | Westnearktis | I | T2 (3) | 1/2 (3) |
| *S. (Agapema)* | 7 (6) | Nearktis | I | T2 (6) | 1/2 (6) |
| *S. (Perisom.)* | ca. 4 (3) | Paläarktis | I (3), II (1) | T2 (3) | 3 (3) |
| *Loepa* | ca. 18 (7) | Ostpal./trop. Asien | I | T4[1] (7) | 1 (7) |
| *Antheraea* (siehe NÄSSIG 1991 b) | ca. 35 (14) | Nearkt./Ostpal./ trop. Asien | I (ca. 24), II (ca. 5), III (3), IV (ca. 3) | T1/T2 (10) T4 (ca. 4) | 1 (ca. 10), 3 (4)[2] |
| *Solus* | ca. 2 (0) | trop. Asien | IV | ? | ? |
| *Cricula* | 13 (4) | trop. Asien | IV | T2 (2), W2 (2) | 1 (4) |
| *Lemaireia* | 4 (1) | trop. Asien | I | T2 (1) | 3 (1) |
| *Pararhodia* | ca. 3 (0) | Neuguinea | I | ? | ? |
| *Syntherata* | ca. 4 (1) | Australien/ Neuguinea/Molukken | II/IV | T2 (1) | ? |
| *Opodiphthera* (inkl. *Neodiphth.*) | ca. 22 (6) | Australien/ Neuguinea/Moluk. | I/II (ca. 19), III (ca. 3) | T2 (6) | ? |
| *Copaxa* | 31 (11) | Neotropis | I (8), II (4), III (1), IV (18) | T1 (9), W1/W2 (1), T2/W1/2 (1)[3] | 3 (11?) |
| *Antherina* | ca. 1 (1) | Madagaskar/ Komoren | III | T2/W2?[3] | 1/5 (Übergang) |
| *Ceranchia* | 1 (0) | Madagaskar | I | ? | ? |
| *Rhodinia* | ca. 4 (3) | Ostpaläarkt. | IV | T3 (3) | 5 (3) |
| Summe: | ca. 197 (86) | | | | |

[1] = Auffällige laterale Leuchtflecke, die in Verbindung mit schmutzigrotbrauner Körpergrundfarbe und einer verdrehten, asymmetrischen Ruhehaltung als hochentwickelte Tarnfärbung zu interpretieren sind (NÄSSIG & TREADAWAY 1988).

[2] = Bei Jungraupen auch in 2 Fällen Typ 2.

[3] = Sowohl tarn- wie warnfarbige Morphen innerhalb derselben Art.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**Tabelle 3:** Trachtenanalyse und Artenzahlen der Tribus Attacini. Abkürzungen siehe in Tabelle 1.

| Gattung | Artenzahl (davon Raupen bekannt) | Geografische Verbreitung | Imaginale Tracht | Larvale Tracht | Scolitypen der Raupen (jew. in Klammern die betr. Artenzahl) |
|---|---|---|---|---|---|
| *Rothschildia* | ca. 23 (5) | Neotropis | Vw | T3/T4 (3), W2 (2)[1] | 1 (3), 3 (2)[1] |
| *Eupackardia* | 1 (1) | Nordamerika | Vw[2] | T2 (W2?) | 2 |
| *Hyalophora* | 3 (3) | Nordamerika | Vw | T2 | 2 |
| *Callosamia* | 3 (3) | Nordamerika | Vw[2] | T1 | 5 |
| *Epiphora* | ca. 15-20 (8-10) | Afrika | Vt | T2 (4-5), W2 (4-5) | 5 |
| *Samia* | ca. 12 (ca. 5) | Paläarkt./ trop. Asien | Vt | T2/W2? | 5 |
| *Archaeo-attacus* | 2 (1) | trop. Asien | Vw[3] | T1/T2? | 5 |
| *Attacus* | 14 (6) | trop. Asien | Vw[3] | T1/T2 | 4 (5), 5 (1) |
| *Coscinocera* | ca. 2 (1) | Australien/ Neuguinea | Vw[3] | T1/T2 | 5 |
| Summe: | ca. 78 (ca. 34) | | | | |

Erläuterungen:
[1] = Die potentielle Wehrfähigkeit (Scolityp) ist nicht mit der Tarn- oder Warnfarbe gekoppelt! Von den beiden bekannten pseudaposematischen Altraupen der Gattung ist die eine ohne Scoli, die andere hat Scoli vom Typ 1.
[2] = Im männlichen Geschlecht sind *E. calleta* und *C. promethea* tagaktiv (*E. calleta* zumindest teilweise) und ahmen ungenießbare Papilioniden nach (siehe Text).
[3] = Durch die Größe dürfte der Apexbereich der Vorderflügel Schlangenkopfmimese darstellen (siehe Text).

jedoch den typischen Stechborstenscolus und die gefiederten Sekundärhaare der Ludiini s. str. auf, und das 8. Tergit ist ebenfalls als „Superuncus" stark beim männliche Genital beteiligt, ähnlich wie bei *Micragone, Goodia, Orthogonioptilum* und *Carnegia*. Auch die Puppe ist gerunzelt und ruht in einem dünnen Kokon am Boden zwischen Wurzeln.

Die Bipektinatie des männlichen Fühlers ist bei *Decachorda* sehr wahrscheinlich (möglicherweise ebenso wie bei den Hemileucinae der Neuen Welt, vergl. MICHENER 1952) auf eine Reduktion des bei Saturniiden primär quadrupektinaten Fühlers zurückzuführen und damit eine mehrfach auftretende Konvergenzerscheinung. Ansätze einer Reduktion der

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**Tabelle 4:** Trachtenanalyse und Artenzahlen der Tribus Ludiini. Abkürzungen siehe in Tabelle 1.

| Gattung | Artenzahl (davon Raupen bekannt) | Geografische Verbreitung | Imaginale Tracht | Larvale Tracht | Scolitypen der Raupen |
|---|---|---|---|---|---|
| | | | (jew. in Klammern die betr. Artenzahl) | | |
| *Ludia* | ca. 12 (5) | Afrika | III | T1/W11 | 1 |
| *Vegetia* | 3 (3) | Afrika | III | T1/W11 | 1 |
| *Pseudoludia* | 1 (1) | Afrika | III | W1 | 1 |
| *Holocerina* | ca. 5-7 (4) | Afrika | IV | W12 | 1 |
| *Micragone* | ca. 15 (6) | Afrika | IV | W1 | 1 |
| *Orthogonio-ptilum* | ca. 30 (2) | Afrika | IV | T5 (2) | 1 |
| *Carnegia* | 1 (?13) | Afrika | IV | ?T53 | ?13 |
| *Goodia* | ca. 12 (4) | Afrika | IV | T1/W11 | 1 |
| *Decachorda* | ca. 10 (3) | Afrika | II | T14 | 1 |
| Summe: | ca. 90 (29) | | | | |

Erläuterungen:
1 = Sowohl warn- wie tarnfarbige Morphen innerhalb derselben Art; alle Raupen sind über die Giftscoli wehrhaft.
2 = Die Raupen sind hochgradig variabel.
3 = Zugehörigkeit nicht eindeutig erwiesen.
4 = Raupen braun, tarnfarbig, aber nachtaktiv, tagsüber verborgen.

vorderen Rami treten ebenfalls bei *Goodia* auf. Die genaue Position und Verwandtschaftsverhältnisse von *Decachorda* innerhalb der Ludiini sind noch genauer zu untersuchen, ihre Stellung in einer monotypischen Tribus (BOUVIER 1934, 1936, ROUGEOT 1962, PINHEY 1972) außerhalb der Ludiinen ist jedoch kaum aufrechtzuhalten. Decachordini BOUVIER 1934 ist somit ebenfalls als Synonym von Ludiini einzuziehen.

Die Tribus **Pseudapheliini** (Tabelle 5) ist hier vorläufig noch mehr oder weniger unverändert von BOUVIER (1927, 1928, 1934, 1936) übernommen, mit Ausnahme des Hinzufügens der asiatischen Gattung *Sinobirma* BRYK (siehe hierzu den Artikel von NÄSSIG & OBERPRIELER 1994). Die Tribus wird momentan lediglich durch den Besitz eines bipektinaten Fühlers zusammengehalten, ein Merkmal, das, wie oben angeführt, als mehrfach bei den Saturniidae auftretende Konvergenz (wenn nicht sogar als Plesiomorphie) zu bewerten sein dürfte und somit kaum in Frage kommt, die Tribus als Monophylum zu definieren. Vorläufige Untersuchungen u. a. der Präimaginalstadien weisen darauf hin,

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**Tabelle 5:** Trachtenanalyse und Artenzahlen der Tribus Pseudapheliini. Abkürzungen siehe in Tabelle 1.

| Gattung | Artenzahl (davon Raupen bekannt) | Geografische Verbreitung | Imaginale Tracht | Larvale Tracht | Scolitypen der Raupen (jew. in Klammern die betr. Artenzahl) |
|---|---|---|---|---|---|
| *Pseud-antheraea* | 2 (1) | Afrika | II/IV | W1? | 6a/6 |
| *Sinobirma* | 1 (0) | Burma/Yünnan | I | ? | ? |
| *Maltagorea* | 13 (1) | Madagaskar | II/IV | ?W | ?6a |
| *Tagoropsis* | ca. 7 (3) | Afrika | II | W1? | 6a |
| *Pselaphelia* | 4 (2) | Afrika | II/IV | T3/T4/T5 | 3[1] |
| *Pseudaphelia* | ca. 6 (1) | Afrika | I | W1? | 3[1] |
| *Urota* | 1 (1) | Afrika | II | W2?[2] | 3[1] |
| *Eudaemonia* | 3 (3) | Afrika | II/IV | W2? | ?6a |
| *Antistath-moptera* | 1 (0) | Afrika | II/IV | ? | ? |
| *Eosia* | 1 (0) | Afrika | IV | ? | ? |
| *Parusta* | 2 (0) | Afrika | I | ? | ? |
| *Usta* | 4 (2) | Afrika | II | W1? | 6a |
| Summe: | ca. 45 (14) | | | | |

Erläuterungen:
[1] = Junge Raupe mit Scolityp 6a, in der letzten oder vorletzten Häutung Reduktion der Scoli.
[2] = $L_{1-3}$ tarnfarbig, danach warnfarbig gelb und schwarz geringelt.

daß die Gattungen *Pseudantheraea, Maltagorea, Tagoropsis, Sinobirma* (diese vier Gattungen als wahrscheinlich monophyletische Untergruppe, siehe NÄSSIG & OBERPRIELER 1994), *Pselaphelia, Pseudaphelia* und *Urota* wahrscheinlich sehr wohl eine monophyletische Gruppe bilden, aber die Verwandtschaftsverhältnisse der übrigen Gattungen zu dieser Gruppe und zueinander sind noch ungeklärt. Die Larve der Gattung *Usta* z. B. ist denen der primitiveren Bunaeini-Gattungen *Eochroa* und *Melanocera* weit ähnlicher als anderen Pseudapheliini-Larven.

Die Tribus **Bunaeini** (Tabelle 6) ist sehr wahrscheinlich eine monophyletische Gruppe, obwohl noch keine eindeutigen Synapomorphien zur Begründung davon vorliegen. Wie oben angeführt, sind gewisse Pseudapheliini-Gattungen wie *Usta* möglicherweise noch darin aufzunehmen.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**Tabelle 6:** Trachtenanalyse und Artenzahlen der Tribus Bunaeini. Abkürzungen siehe in Tabelle 1.

| Gattung | Artenzahl (davon Raupen bekannt) | Geografische Verbreitung | Imaginale Tracht (jew. in Klammern die | Larvale Tracht betr. Artenzahl) | Scolitypen der Raupen |
|---|---|---|---|---|---|
| *Eochroa* | 1 (1) | Afrika | I | W1 | 6[1] |
| *Melanocera* | 8 (3) | Afrika | I, IV[2] | W2 | 6[1] |
| *Bunaeopsis* | ca. 20 (6) | Afrika | I | T2, W2[5] | ?6[1] |
| *Ubaena* | 2 (1) | Afrika | III | W2 | 6[1] |
| *Cinabra* | 1-2 (1-2) | Afrika | III | T2 | 6[1] |
| *Rohaniella* | 1 (1) | Afrika | III | T3/T4 | 3[3] |
| *Pseudobunaea* | ca. 10 (ca. 7) | Afrika | III | T1 | 3[3] |
| *Lobobunaea* | ca. 10 (ca. 5) | Afrika | III | T1 | 3[3] |
| *Bunaea* | ca. 3 (2) | Afrika (ca. 2), Madagaskar (ca. 1-2) | I | W2 | 6[1] |
| *Pseudimbrasia* | 1 (1) | Afrika | III | T4 | 6[1] |
| *Cirina* | 1-2 (1-2) | Afrika | IV[4] | W2 | 3 |
| *Imbrasia* s. lat. (inkl. *Parabunaeopsis, Nudaurelia, Gonimbrasia*) | 50-60 (ca. 30) | Afrika | I/III[5] | W2 | 6[1] oder 3[3] |
| *Leucopteryx* | 2 (0) | Afrika | II | ? | ? |
| *Heniocha* | 5 (3) | Afrika | I | T4 | 6[1] |
| *Aurivillius* | 5-6 (2) | Afrika | III? | T4 | 6[1] |
| *Gynanisa* | 7 (3) | Afrika | III | T4 | 6[1] |
| *Protogynanisa* | 1 (0) | Afrika | III | ? | ? |
| *Athletes* | 4-5 (3) | Afrika | III | T4 | 6[1] |
| Summe: | ca. 150 (ca. 73) | | | | |

**Gesamtsumme**
**Saturniinae: ca. 560 (ca. 236) Arten**

Erläuterungen:
[1] = In der Jugend Scolityp 6a, ausgewachsene Raupe Typ 6; der Wechsel findet artunterschiedlich in verschiedenen Häutungen statt.
[2] = Flügel in Ruhestellung hochgeklappt, Unterseite stark blattmimetisch, warnfarbige Oberseiten bei Störung entblößt; als tarnend gewertet.
[3] = Junge Raupe mit Scolityp 6a, in der letzten oder vorletzten Häutung Reduktion der Scoli.
[4] = Augenflecke reduziert, Flügelstellung in Ruhe hochgeklappt, Ober- wie Unterseiten schwach blattmimetisch.
[5] = Auswertung: 50 %:50 % warnend : tarnend.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



## Zusammenfassende Auswertung der Tabellen 2–6:

**A. Tribus Saturniini (Tabelle 2):**

insgesamt ca. 197 Arten, davon von ca. 86 Arten die Raupe bekannt (= 43,7 %)

Die Zahlenwerte geben jeweils die Summe der Arten, bei denen letztes Raupenstadium sowie Imago bekannt sind und die eine bestimmte Merkmalskomposition aufweisen, an, wobei die Vierfeldertafeln wie folgt aufgebaut sind:

TT / TW
WT / WW

(T = tarnend, W = warnend), wobei jeweils zuerst das letzte Larvenstadium, dann die Imago genannt wird. Statistik nach SACHS (1992).

Vierfeldertafel: ca. 33 / ca. 42
ca. 6 / ca. 5

Der $Chi^2$-Test (1 Freiheitsgrad) ergibt einen Wert von 0,1101, p = 0,7395, nicht signifikant (bei Schwelle p = 0,05);
es besteht also kein statistisch nachweisbarer Zusammenhang zwischen Tracht der Raupe und Tracht der Falter, die Nullhypothese der Unabhängigkeit von Zeilen und Spalten kann nicht abgelehnt werden.

**B. Tribus Attacini (Tabelle 3):**

insgesamt ca. 78 Arten, davon von ca. 34 Arten die Raupe bekannt (= 43,6 %)

Vierfeldertafel: ca. 9 / ca. 18
ca. 5 / 2

Fishers exakter Test ergibt p = 0,1034, nicht signifikant;
gleichfalls kein Zusammenhang zwischen der Tracht der Raupe und der Tracht der Falter; wobei hier der p-Wert jedoch nicht sehr weit vom Signifikanzniveau (p = 0,05) entfernt ist.

**C. Tribus Ludiini (Tabelle 4):**

insgesamt ca. 90 Arten, davon von ca. 29 Arten die Raupe bekannt (= 32,2 %)

Vierfeldertafel: 6 / 0
23 / 0

Der Test entfällt, da eine Spalte nur Nullen beinhaltet.

**D. Tribus Pseudapheliini (Tabelle 5):**

insgesamt ca. 45 Arten, davon von ca. 14 Arten die Raupe bekannt (= 31,1 %)

Vierfeldertafel: 2 / 0
11 / 2

Fishers exakter Test ergibt p = 0,8571, nicht signifikant;
kein Zusammenhang zwischen der Tracht der Raupe und der Tracht der Falter.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



**E. Tribus Bunaeini (Tabelle 6):**

insgesamt ca. 150 Arten, davon von ca. 73 Arten die Raupe bekannt (= 48,6 %)

Vierfeldertafel: ca. 25 / ca. 6
ca. 21 / ca. 21

$Chi^2$ ergibt 5,932, 1 FG, p = 0,0143 (bei Fishers exaktem Test sogar p = 0,0067); Erwartungswerte:

19,5 / 11,5
26,5 / 15,5

in diesem Fall besteht also ein statistischer Zusammenhang zwischen der Tracht der Raupen und der der Falter; es gibt mehr Kombinationen TT und WW, als statistisch zu erwarten wären.

**F. Unterfamilie Saturniinae gesamt:**

insgesamt ca. 560 Arten, davon von etwa 236 Arten (= 42,1 %) die Raupe bekannt

Vierfeldertafel: ca. 75 / ca. 66
ca. 66 / ca. 29

ergibt einen signifikanten $Chi^2$-Wert von 6,257, p = 0,012; Erwartungswerte:

84,2 / 56,8
56,8 / 38,2

auch hier ist ein signifikanter Wert festzustellen, wobei in diesem Fall jedoch die „Strategiewechsler" (WT und TW) häufiger vorkommen, als statistisch zu erwarten wäre.

---

Die Mehrheit der Bunaeini-Raupen zeichnet sich durch charakteristische, reflektierende, oft regenbogenartig schillernde Farbplättchen (modifizierte Haarbasen reduzierter Borsten) aus, ein Merkmal, das den ganzen *Imbrasia*-Komplex (von Gattung *Bunaea* bis *Athletes*) als Monophylum zu belegen und als „höhere" Bunaeini auszuweisen scheint. *Eochroa* und *Melanocera,* deren Raupen primär keine solchen Plättchen besitzen, sind demnach als primitivere Bunaeini zu bezeichnen, was sich in ihren bis in die Altraupe verzweigten Scoli zu bestätigen scheint. Ob die lediglich verdunkelten, aber nicht luftgefüllten und reflektierenden Haarbasen der *Lobobunaea*-Gruppe (*Rohaniella* bis *Lobobunaea*) und der Gattung *Ubaena* (*Bunaeopsis* nicht untersucht, aber scheinbar auch ohne Plättchen) eine erste Stufe der Entwicklung dieser Plättchen darstellen, oder aber eine sekundäre Reduktion im Zuge der meist sehr starken Blattmimese dieser Raupen, bleibt noch zu klären; sie werden hier vorläufig zwischen *Melanocera* und dem *Imbrasia*-Komplex eingeschoben.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



## Ergebnisse

Siehe hierzu die Tabellen 2–6 mit den Gattungen der fünf Triben sowie die jeweils dazugehörige zusammenfassende Auswertung.

Die Ergebnisse zeigen bei drei der Triben (Saturniini, Attacini und Pseudapheliini), daß die Nullhypothese, also daß kein statistischer Zusammenhang zwischen der Tracht der Raupen und der Imagines besteht, nicht abgelehnt werden kann, wobei allerdings bei den Attacini der p-Wert nicht weit von der Signifikanzschwelle (0,05 = 5 %) entfernt liegt. Bei den Ludiini entfällt der Test, da es keine warnfarbigen Falter gibt. Bei den Bunaeini und der Unterfamilie Saturniinae insgesamt liegt der p-Wert jeweils unter 0,05, d. h. es besteht somit ein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen den Trachten der Altraupen und der Imagines. Bei den Bunaeini ergibt sich nach den Erwartungswerten eine höhere Anzahl von TT- und WW-Kombinationen, als statistisch zu erwarten wäre; bei den Saturniinae hingegen eine größere Anzahl von WT- und TW-Kombinationen.

Eine durchgehend tarnende Tracht (bei der Altraupe sowie beim Falter) kommt nur bei etwa 75 von 236 gewerteten Arten (ca. 32 %) vor, wogegen Tarnung als entweder Larval- oder Imaginalstategie bei fast 60 % der Arten auftritt. Eine durchgehende Warnfarbigkeit von Larval- bis zum Imaginalstadium ist dagegen nur bei etwa 12 % der Arten anzutreffen, wiewohl etwa 40 % der Arten entweder als Raupe oder als Falter warnend sind. Deutliche Wechsel in der Strategie zwischen Raupe und Falter treten in etwa 56 % der Arten auf, zu gleichen Teile auf den Wechsel TW und WT verteilt. Eine durchgehende Tarntracht tritt also über sechsmal häufiger auf als eine durchgehende Warntracht, und Tarnfarbigkeit generell wird um etwa 50 % häufiger benutzt als Warnfarbigkeit.

Tribenweise kann eine bestimmte Tendenz zu einheitlicher Tracht festgestellt werden; die Saturniini z. B. sind im überwiegenden Anteil sowohl der Raupen wie Imagines als tarnend zu klassifizieren; die Attacini verbinden meist warnfarbige Imagines mit getarnten Raupen; die Ludiini und Pseudapheliini hingegen kombinieren oft bzw. meist eine warnende Raupentracht mit tarnenden (blattmimetischen) Imaginaltrachten; bei den Bunaeini kehren sich die Verhältnisse warnend/tarnend bei Raupen und Imagines praktisch um.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



Die Artenzahl der Unterfamilie Saturniinae ergibt nach unseren Tabellen etwa 560, wovon etwa 236 (42,1 %) auch als Raupen bekannt sind (wenn auch nicht immer publiziert). Die Artenzahlen der neuweltlichen Unterfamilien Arsenurinae und Ceratocampinae sind nach LEMAIRE (1980, 1988) ziemlich genau bekannt (57 und 170) und die der reliktären Agliinae (3) und Salassinae (ca. 5) verschwindend klein. Lediglich die Artenzahl der großen neuweltlichen Unterfamilie Hemileucinae ist bislang noch sehr ungenau erfaßt und muß den Abschluß von Claude LEMAIREs Revision der Gruppe abwarten. Bei schätzungsweise 400 Arten von Hemileucinae käme die Artenzahl der Saturniidae weltweit auf etwa 1200 zu stehen, höher als die von COMMON (1990) geschätzten 1000, aber etwas niedriger als die von SCOBLE (1992) angegebenen 1300 oder 1500, wie vielfach in der Literatur zitiert.

## Diskussion

Die Ergebnisse zeigen deutlich, daß bei den Triben Saturniini, Attacini, Ludiini und Pseudapheliini wie vermutet kein statistisch nachweisbarer Zusammenhang zwischen larvaler und imaginaler Tracht besteht. Die sich statistisch ergebende Korrelation zwischen diesen Trachten bei den Bunaeini und bei der gesamten Unterfamilie Saturniinae dagegen ist unerwartet und bedarf einer Erklärung.

Bei den Bunaeini treten die Kombinationen tarnfarbige Raupen/tarnfarbige Falter (TT) und warnfarbige Raupen/warnfarbige Falter (WW) häufiger auf als erwartet. Die hohe Zahl der TT-Kombinationen geht hauptsächlich auf zwei Gattungsgruppen zurück, die *Lobobunaea*-Gruppe (*Cinabra* bis *Lobobunaea,* siehe Tabelle 6) und die *Gynanisa*-Gruppe (*Aurivillius* bis *Athletes*), die beide recht artenreich sind und zusammen praktisch alle hochgradig getarnten Raupen der Tribus umfassen. Einleuchtende Gründe für eine Korrelation zwischen Tarnfarbigkeit der Imago und der Larve lassen sich in beiden Gruppen kaum anführen. Die Tarnfarbigkeit der Falter ist auf die bei den Bunaeini allgemeine Schutztracht III (Schreckaugen, siehe Tabelle 1) zurückzuführen und nicht außergewöhnlich. Die Raupen der *Gynanisa*-Gruppe leben überwiegend einzeln an feinblättrigen Leguminosen (*Acacia, Brachystegia*) und sind daher auf eine effektive Tarnfarbigkeit angewiesen, wogegen die der *Lobobunaea*-Gruppe einzeln an größerblättrigen Bäumen (Leguminosen und anderen) leben, aber wohl ebensogut getarnt sein müssen. Über die Wirtspflanzen läßt sich daher kaum eine Erklärung finden, warum diese TT-Kombination so häufig auftritt. Bedeutungsvoller er-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



scheint dagegen die Tatsache, daß alle Raupen dieser zwei Gruppen einzeln leben – die andere artenreiche Hauptgruppe der Bunaeini mit Schutztracht III (die Großgattung *Imbrasia*) hat generell warnfarbige und hochgesellige Raupen. Es hat daher den Anschein, als ob die hohe Zahl von TT-Kombinationen primär mit dem Sozialverhalten der Raupen in Verbindung steht. Zu bedenken ist hier ebenfalls, daß bei den Gattungen mit TT-Kombinationen vergleichsweise mehr Raupen bekannt sind (nach Tabelle 6 von ca. 60 % der Arten) als bei den Gattungen mit anderen Kombinationen (50 % oder weniger), d. h. die Datenbasis nicht ganz homogen ist und in der statistischen Auswertung die TT-Kombinationen überrepräsentiert sind.

Die ebenfalls höher als erwartete Zahl von WW-Kombinationen bei den Bunaeini ist in erster Linie auf die *Imbrasia*-Gruppe (*Bunaea, Imbrasia*) zurückzuführen, die, wie oben erwähnt, fast immer warnfarbige und gesellige Raupen aufweist, allerdings kombiniert mit entweder tarn- (III) oder warnfarbigen (I) Imaginaltrachten. Die Unterscheidung zwischen diesen beiden Trachten ist jedoch nicht immer einwandfrei zu treffen, d. h. eine Tracht kann oft sowohl als warnend wie als tarnend interpretiert werden, und ebenso ist die Aufteilung dieser beiden Trachten für die statistische Auswertung mehr oder weniger willkürlich 1 : 1 vorgenommen worden (siehe Tab. 6, Fußnote 5). Ein deutlicher Zusammenhang zwischen warnfarbiger Raupe und warnfarbiger Imago ist jedoch auch hier nicht ersichtlich (Ausnahme *Eochroa,* siehe unten); die wichtigsten Elemente dieser Kombination scheinen aber ebenfalls das Sozialverhalten der Raupen (Geselligkeit) und die Größe der Tiere (Raupen sowie Falter) zu sein. Obwohl also die statistische Auswertung bei den Bunaeini eine Korrelation zwischen larvaler und imaginaler Tracht aufzeigt, läßt sich unter ökologischen und biologischen Gesichtspunkten bislang kein solcher Zusammenhang finden.

Bei der statistischen Korrelation der Saturniinae insgesamt ist bemerkenswert, daß diese nicht die TT- und WW-Kombinationen wie bei den Bunaeini betrifft, sondern die Wechselkombinationen TW und WT, trotz der artenreichen TT- und WW-Kombinationen der in diesen Zahlen eingegangenen Bunaeini. Hier liegt offenbar eine „negative" Korrelation vor, d. h. eine deutliche Tendenz, die Strategie der Schutztracht von der Raupe zum Falter zu wechseln. Wenn hier eine gewisse Inhomogenität der Datenbasis sowie mögliche Prädispositionen auf Tribusebene (tribustypische Muster) außer acht gelassen werden, läßt dieser

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



Strategiewechsel auf eine Änderung der Selektionsdrücke von der Raupe zum Falter schließen. Aus der Analyse der Unterfamilie ist einmal ersichtlich, daß die Tarnfarbigkeit generell häufiger vorkommt als die Warnfarbigkeit (über sechsmal häufiger als durchgehende Schutztracht) und daß zum anderen scheinbar ein Wechsel der Tracht von der Raupe zum Falter selektiv von Vorteil ist.

Aus systematischer Sicht gesehen lassen sich in einigen Fällen sowohl auf Gattungsebene als auch bei Großgruppen bestimmte einheitliche Strategien nachweisen (vergleiche die Auswertung der Triben, Tabellen 2–6, sowie die Tabelle der Gattungsstrategien, Tabelle 7). Gerade auf Gattungsebene können die Trachten oft zur Charakterisierung monophyletischer Einheiten herangezogen werden; als Beispiele seien hier die Gattungen *Actias* s. l. (Saturniini; stets tarnende, meist grüne Raupen, große Ähnlichkeit auch der imaginalen Trachten), *Loepa* (Saturniini; alle bekannten Raupen tarnen sich auf einzigartige Weise mittels einer braunen Grundfarbe, leuchtend hell gelblicher oder grünlicher Lateralflecke und einer asymmetrischen Ruhehaltung (Abb. 17), alle Imagines sind einheitlich gelb gefärbt mit roten Flügelocellen) und *Lobobunaea* (Bunaeini; hochgradig getarnte grüne Raupen (Abb. 10); Falter blattmimetisch mit Schreckaugen genannt. Auf höherer taxonomischer Ebene zeichnen sich z. B. die Attacini durch eine ganz typische Flügelzeichnung aus (Trachtentyp V), die sowohl zur Warnung als auch zur Tarnung ausgebaut sein kann. Die Pseudapheliini sind, als prinzipielle Waldbewohner, als Falter meist mehr oder weniger stark blattmimetisch, wogegen die Bunaeini als generell Savannentiere sich als Falter dominant durch große Schreckaugen schützen.

In anderen Fällen hingegen weist eine gewisse Heterogenität der Schutztrachten entweder auf noch nicht aufgelöste Verwandtschaftsprobleme (besonders auf höherer taxonomischer Ebene; Beispiel die Saturniini, eine heute möglicherweise noch paraphyletische Gruppe) oder auf eine besonders große Plastizität der Färbung und Zeichnung hin (Beispiel: die Attacini-Gattung *Rothschildia,* die sehr verschiedengestaltige, warn- wie tarnfarbige Raupen mit relativ homogen aussehenden Imagines verbindet). Weitere Studien sollen hier Klarheit bringen.

Bei den Saturniinen kommt eine durchgehende Warnfarbigkeit (WW-Kombination) nur bei etwa 12 % der bekannten Arten vor, und selbst bei diesen ist eine deutliche (echt aposematische) Korrelation zwischen warnenden Raupen und warnenden Faltern äußerst selten gegeben (sie-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



he unten). Dies steht im Gegensatz zu anderen Lepidopterengruppen wie Danainae, Acraeinae, Papilionidae und Arctiidae, kommt aber auch bei z. B. Zygaenidae vor, deren Falter im Körper selbst cyanogene Verbindungen synthetisieren können (WITTHOHN & NAUMANN 1987, SCOBLE 1992) und somit von der Futterpflanze der Raupe unabhängig sind. Warum korrelieren bei Saturniinen nicht warnfarbige Raupen mit ebenfalls warnfarbigen Faltern, wieso gibt es in Einzelfällen (beispielsweise vielen Attacini) sogar eine umgekehrte Korrelation (getarnte Raupen mit warnenden Faltern)?

Bei Saturniiden sind folgende Aspekte zu berücksichtigen:

**1. Körpergröße.** Viele Saturniiden gehören zu den von der Fläche her größten freilebenden Insekten überhaupt. Sie sind daher einerseits schon aus potentiell größerer Entfernung sichtbar als andere Insekten (und haben damit die Notwendigkeit, sich auf größere Entfernungen „unsichtbar" machen zu müssen); andererseits kommen sie damit für eine Vielzahl kleinerer Prädatoren als Beute schon gar nicht mehr in Betracht bzw. wirken Schrecktrachten durch ihre Größe oft viel eindrucksvoller. Auch durch gesellige Lebensweise der Raupen (innerhalb der Familie ein relativ häufig auftretendes Phänomen) können Warntrachten und Schreckeffekte an Bedeutung gewinnen.

Körpergröße spielt auch bei den Schutztrachten der Raupen eine Rolle. Die frühen Larvalstadien (etwa $L_1$–$L_3$) kommen meist mit einer einfachen Tarnung oder sogar gar keiner aus (viele Bunaeini sind im ersten Stadium schwarz oder dunkelbraun), oder sie imitieren Vogelkot (*Attacus, Epiphora*), mit zunehmender Größe und Gewicht jedoch müssen sie meist ihren Ruheort ändern (von Blättern zu stärkeren Zweigen überwechseln) und die folglich erhöhte Auffälligkeit durch andere bzw. bessere Schutztrachten ausgleichen. Der oft sehr markante Polymorphismus zwischen verschiedenen Larvalstadien derselben Art dürfte daher in erster Linie auf die zunehmende Größe und die damit verbundene Änderung im „Schutzmilieu" (also dem Ort, dem Hintergrund, auf dem sich die Raupen in der Regel aufhalten) der Raupe zurückzuführen sein.

**2. Wehrmechanismen.** Die Raupen der Saturniinae sind generell mit Wehrorganen (Giftborsten, Wehrsekretdrüsen, Stacheln) ausgerüstet, die zwar gegenüber kleineren Feinden (z. B. Ameisen: BAUMGARTEN & FIEDLER 1994) helfen, aber in den meisten Fällen nicht wirksam genug zu sein scheinen, um die Raupen völlig zu schützen, besonders nicht vor größeren Prädatoren. Dies mag der Grund für die häufige (ta-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



xonomisch nicht korrelierte) Kombination von Tarnung aus der Entfernung mit Warnung im Nahbereich sein; für kleinere Freßfeinde, die im Laubwerk nach Beute suchen, scheinen die Wehrorgane auszureichen, für größere, von außerhalb der Futterpflanzen suchende Prädatoren jedoch nicht. Die Warnung gilt den kleinen Prädatoren, die Tarnung den großen. Nur in wenigen Fällen (z. B. *Micragone, Holocerina* [Abb. 19], möglicherweise auch bei *Saturnia spini* [Abb. 20]) sind die Wehrstoffe scheinbar stark genug, um die Raupen generell vor zumindest Wirbeltierfeinden zu schützen. Auch der auffallende tarn-/warnfarbige Dimorphismus vieler Ludiinenraupen sowie der Polymorphismus bei aposematischen Trachten (*Holocerina, Micragone*) scheinen darauf hinzuweisen, daß die Wehrgifte nur eine begrenzte Effektivität haben und durch Tarnung bzw. Polymorphismus verstärkt werden müssen.

Die Sekretspritzkuppeln in der Gattung *Attacus,* ein sehr ausgefeiltes Wehrsystem (NÄSSIG 1989), scheinen von der Sekretmenge her durchaus gegen größere Prädatoren gezielt zu sein; Freilandbeobachtungen liegen dazu bisher noch nicht vor.

Die Wehrstoffe aus den Stechborsten der Saturniinenlarven sind noch kaum chemisch untersucht worden. DEML & DETTNER (1990, 1993) analysierten flüchtige Phenole aus dem Sekret der hohlen Sekretstechborsten bei *Saturnia pavonia* und *S. pyri* (Saturniini) und bei *Eupackardia calleta* (Attacini) außerdem noch biogene Amine, und solche oder ähnliche Substanzen dürften die Wirkstoffe der Wehrsekrete bei Saturniini und Attacini im allgemeinen ausmachen. Bei den Ludiini dagegen sondern die Stechborsten der Raupen kein Sekret ab, sondern besitzen wahrscheinlich Histamin (oder ähnliche wirkende Substanzen), die auf der menschlichen Haut eine milde Irritation (Jucken) (*Ludia, Vegetia*) bis heftiges Brennen und Schwellungen (*Holocerina, Micragone*) hervorrufen können. Histamin ist ebenfalls als ein Wirkstoff der Gifte bei Hemileucinen (*Automeris, Dirphia*) identifiziert worden (SCHMIDT 1982), und auch bei anderen Gattungen (z. B. *Cricula, Loepa:* Saturniini) mit „brennesselartiger" Wirkung der Wehrborsten dürften solche Stoffe vorkommen.

Auch die Imagines der Saturniinae haben ihre Schutztrachten anscheinend meist sowohl an kleinere als auch an größere Feinde angepaßt. Für kleine, tagsüber in Bäumen jagende Insektenfresser (z. B. Vögel) reichen grell gefärbte und plötzlich entblößte Schreckaugen als Schutz wahrscheinlich aus (vergl. BLEST 1957 a), gegen größere dagegen, die

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



meist auch aus größerer Entfernung ihre Beute suchen, ist Tarnung augenscheinlich ein besserer Schutz.

**3. Giftigkeit/Ungenießbarkeit.** Die Körperchemie und die Aufnahme und Weiterverarbeitung giftiger oder abschreckender (emetischer) Substanzen aus den Futterpflanzen sind bei Saturniidenraupen noch kaum untersucht; es kann daher nicht sicher angenommen werden, daß eine auffällige (warnende) Tracht wirklich auf Ungenießbarkeit der Raupen hinweist (das Gegenteil ist vielfach angedeutet). Auch sind die meisten Saturniidenraupen potentiell polyphag und fressen oft sowohl giftige wie ungiftige Futterpflanzen; infolgedessen sind einer spezifischen Verarbeitung/Speicherung von Giften aus den Wirtspflanzen teilweise enge Grenzen gesetzt. Nur in Einzelfällen lassen sich zur Zeit ziemlich sichere Beziehungen zwischen warnender Tracht und Giftigkeit von Raupen belegen, und zwar dann, wenn nicht nur die Raupe, sondern auch der Falter deutlich warnfarbig ist. Als Beispiel sei *Eochroa trimenii* (Bunaeini) aufgeführt: die Raupen (Abb. 21) sind schwarz-weiß geringelt mit rotem Kopf, haben nur schwach ausgebildete Wehrdornen und sitzen stets völlig offen und auffällig auf der Pflanze, und die Imagines (Abb. 1) sind grell rosa mit schwarzgelben Augenflecken und fliegen tagsüber demonstrativ und langsam herum. Die Raupen fressen nur auf *Melianthus*-Arten (Melianthaceae), bei denen hochgiftige Bufadienolide (Herzglykoside) nachgewiesen worden sind (ANDERSON & KOEKEMOER 1969), und obwohl weder die Raupen noch die Imagines von *E. trimenii* bisher auf die Anwesenheit von solchen Giftstoffen hin untersucht worden sind, ist anzunehmen, daß die Raupen diese aus den Pflanzen extrahieren und im Körper speichern können. Vergleichbare Fälle mit aposematischen Raupen und Imagines liegen bei *Pseudaphelia* (Pseudapheliini) vor, deren Raupen (Abb. 22) nur auf giftigen *Turraea*-Arten (Meliaceae) fressen, vielleicht auch bei *Ceranchia;* die chemische Untersuchung dieser Arten und ihrer Futterpflanzen dürfte interessante Resultate liefern. – Zwar fressen die meisten Saturniidenraupen an altem, somit besonders polyphenol- und gerbstoffhaltigem Laub; jedoch ist dies bisher bei der Gruppe noch nicht als emetischer Faktor gegenüber Prädatoren nachgewiesen. Im Gegenteil, Raupen mancher Gruppen, die an besonders gerbstoffhaltigen Pflanzen fressen (z. B. der Gattung *Cinabra* an Proteaceae), sind betont tarnfarbig. Offenbar scheint der Gerbstoffgehalt der Nahrung bei Saturniinenraupen keine große Rolle als Abschreckung zu spielen.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



Über das Vorkommen von Wehrsubstanzen in Imagines von Saturniinae ist derzeit nichts bekannt.

**4. Nachahmung.** Nachahmung oder Mimikry im weiteren Sinne schließt nach PASTEUR (1982) sowohl Tarnung (Crypsis, Camouflage) als auch Homotypie (Mimikry im engeren [klassischen] Sinne) ein. Bei Tarnung hat der getäuschte Signalempfänger kein Interesse am Modell (Vorbild), d. h. er reagiert nicht darauf, und nach der Art des Modells wird Tarnung in Eukrypsis und Mimese aufgeteilt. Bei Eukrypsis ist das Modell undefiniert (der allgemeine Hintergrund und Umgebung) und die Nachahmung meist nur farblich (Homochromie), bei Mimese dagegen ist das Modell definiert (ein spezifisches Objekt) und die farbliche Nachahmung durch eine Form- (Homomorphie) und oft auch Bewegungsimitation (Homokinemie) verstärkt. Die imaginalen Trachtentypen II und III wie hier definiert sind demnach als eukryptisch zu klassifizieren, Typ IV dagegen als echte Mimese, speziell als kryptische Mimese (PASTEUR 1982). Bei den Larvaltrachten sind Typen T1 bis T5 generell als eukryptisch einzustufen, obwohl bei T1 und T4 mimetische Elemente mit einfließen mögen. Phanerische Mimese, bei der das Modell ein isoliertes, auffälliges Objekt ist, das nicht zur normalen Umgebung des Nachahmers gehört, z. B. Vogelkot, kommt bei den Jungraupen vieler Attacini vor, nicht aber (soweit bekannt) bei Altraupen, und ist daher hier nicht als weiterer Tarntypus definiert. Bei den Altraupen von *Attacus, Samia* und *Archaeoattacus* müßte noch geklärt werden, welche Bedeutung die ausgiebige Wachsproduktion im Freiland hat.

Bei Homotypie hat der getäuschte Signalempfänger ein Interesse am Modell der Nachahmung (positiv oder negativ) und reagiert darauf (aggressiv oder vermeidend). Bei konkreter Homotypie ist das Modell ein definitives, reelles Tier; dies ist die klassische BATESsche Mimikry, die bei Saturniinen nur in zwei bisher untersuchten Fällen vorkommt: die Imitation ungenießbarer *Battus*-Arten (Papilionidae) durch die tagaktiven Männchen von *Callosamia promethea* und *Eupackardia calleta* (*E. calleta* fliegt in der Zucht eigentlich häufiger bei Nacht; der Nutzeffekt des Zeichnungsmusters bei Tag sollte daraufhin noch einmal nachgeprüft werden!) (WALDBAUER & STERNBURG 1976, JEFFERSON et al. 1976, STERNBURG et al. 1977). Bei abstrakter Homotypie ist das Modell nicht reell, sondern eine synthetische Abstraktion eines allgemeinen Typs von Organismus, der nicht als wirkliches Tier oder überhaupt nicht zu definieren ist. Als definierbares, aber dennoch nicht reelles Modell ist hier der Schlangenkopf zu werten, den der Vorderflügelapex

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



bei *Attacus* und *Archaeoattacus* (siehe Typ V) vortäuscht (Abb. 8); ebenso die Schreckaugen der Hinterflügel (Typ III), die generell die Augen einer Eule zu imitieren scheinen (Abb. 5) (vergl. BLEST 1957 a, b). Als völlig undefinierbares Modell ist hiernach eine allgemeine Warnfärbung und -gestalt zu interpretieren, die einfach eine schlechthin abschreckende Entität darstellt. Diese Homotypie dürfte auf viele der großen, auffallenden Bunaeini-Raupen (Abb. 22) zutreffen, die anscheinend weder ein ungenießbares Modell imitieren noch selbst ungenießbar oder giftig sind (sie fressen meist auf scheinbar ungiftigen Pflanzen und werden selbst von bestimmten Prädatoren gefressen). Solange keine chemischen Abwehrstoffe in solchen Larven und ihren Futterpflanzen nachgewiesen sind, ist ihre Warnfarbigkeit daher als abstrakte Homotypie (auch Pseudaposematismus genannt) zu interpretieren, nicht als echter Aposematismus, dem eine wirkliche Ungenießbarkeit zugrunde liegt.

Der Unterschied zwischen echtem Aposematismus und Pseudaposematismus ist z. T. nur relativ und vom Signalempfänger (Prädator) abhängig; so ist eine große, scharfstachelige, warnfarbige Raupe (z. B. *Bunaea alcinoe*) für einen kleinen Vogel sehr wohl ungenießbar (vielleicht nur aus mechanischen Gründen) und damit echt aposematisch, für einen großen Vogel aber nicht und damit pseudaposematisch. Der kleine Prädator wird gewarnt, der große nur geblufft. Selbst bei wirklicher Ungenießbarkeit aus chemischen Gründen (ob Wehrsekrete oder im Körper enthaltene Giftstoffe) ist die Raupe nur für den Prädator aposematisch, der sie als ungenießbar empfindet; derjenige, dem die Wehrstoffe nichts ausmachen, wird wiederum nur geblufft.

## Schlußfolgerungen

Die Antwort auf die Frage nach der generell abwesenden Korrelation zwischen warnfarbigen Raupen und warnfarbigen Faltern bei Saturniinen scheint daher zum einen Teil bei der Art der Wehrmechanismen zu liegen, zum anderen bei der Größe der Tiere. Larvale Wehrborsten können nur im Raupenstadium effektiv sein, und eine mögliche Warnfärbung im Raupenstadium in solchen Fällen ist daher für die Schutztracht des Falters von keinerlei Bedeutung. Nur wenn die Ungenießbarkeit der Raupe auf giftige Stoffe in der Futterpflanze zurückzuführen ist (bei Saturniinen unbedingt die Ausnahme), läßt sich die Warnfarbigkeit auf den Falter übertragen (vergl. *Eochroa trimenii*). Die Kombination von tarntrachtigen Raupen mit warntrachtigen Faltern, wie sie bei vie-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



len Attacini vorkommt, ist ebenfalls nicht korreliert, sondern völlig unabhängig. Bei *Callosamia promethea* und *Eupackardia calleta* liegt der Warnfarbigkeit der Imago eine konkrete Homotypie (BATESsche Mimikry) zugrunde, bei anderen Attacini höchstens eine abstrakte Homotypie, aber kaum ein echter Aposematismus, es sei denn, der Falter kann endogen Giftstoffe synthetisieren (vergl. Zygaenidae). Dies ist bei Saturniiden bisher nicht nachgewiesen und auch ziemlich unwahrscheinlich, da die Imagines keinerlei Nahrung und somit auch keine Grundstoffe für solche Substanzen aufnehmen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß bei Saturniinen die Raupen im allgemeinen tarnfarbig sind und daß deutlich warnende Trachten eher die Ausnahme bilden. Drei Hauptgründe lassen sich dafür aufzählen:

1. die Raupen sind groß bis sehr groß und daher zum einen für Prädatoren sehr attraktiv und somit auf effektiven Schutz angewiesen, zum anderen gibt es kaum gleichgroße ungenießbare Raupen zur möglichen Nachahmung;
2. die Wehrorgane (Stechborsten) sind nur begrenzt effektiv (gegen kleine Feinde) und müssen gegen größere durch Tarnfarbigkeit ergänzt bzw. übertönt werden;
3. die Raupen haben nur sehr begrenzte Fähigkeiten, Giftstoffe aus ihren Futterpflanzen aufzunehmen und für den eigenen Schutz zu verwenden.

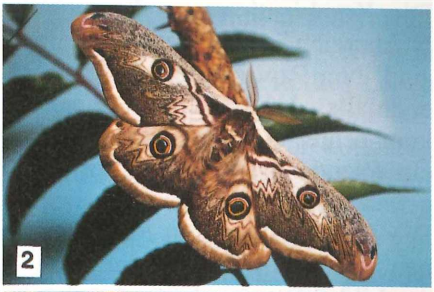
---

**Farbtafel 1: Tarn- und Warntrachten bei Imagines**

**Abb. 1:** Imaginaltracht I: *Eochroa trimenii;* echt aposematische Färbung eines Falters, dessen Raupe an hochgiftigen Futterpflanzen fraß und selbst aposematisch gefärbt ist, siehe Abb. 21. **Abb. 2:** Imaginaltracht I: *Saturnia atlantica;* bluffend durch die Augenflecke. **Abb. 3:** Imaginaltracht II: *Tagoropsis flavinata* (Foto L. SIMON); vergleiche auch Abb. 9. **Abb. 4:** Imaginaltracht III: *Vegetia dewitzi;* Schreckeffekt durch bunte Hinterflügel bei tarnfarbigen Vorderflügeln. **Abb. 5:** Imaginaltracht III: *Gynanisa maja* (Foto L. SIMON); Augenmimikry der Hinterflügel bei tarnfarbigen Vorderflügeln. **Abb. 6:** Imaginaltracht IV: *Goodia kuntzei;* Blattmimese. **Abb. 7:** Imaginaltracht Vw: *Epiphora bauhiniae;* dominant warnende Ausprägung der Attacini-Zeichnung. **Abb. 8:** Imaginaltracht Vt: *Attacus atlas;* Grundfarbe eher tarnend oder neutral rotbräunlich, aber dafür (im Nahbereich) eine Schlangenkopfmimese an den Flügelapices.
(Alle Fotos, bei denen kein anderer Bildautor angegeben wurde, vom Erstautor.)

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

1


2

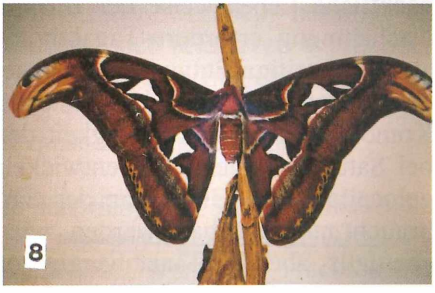
3

4

5

6

7


8

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



Die Kombination von Tarnung aus der Entfernung mit Warnung im Nahbereich ist bei Saturniinenraupen auffallend häufig; ähnliche Fälle sind bei Papilioniden bekannt (LEDERHOUSE 1990). Auffallend ist ebenfalls, daß wirklichen Warntrachten bei Saturniinenraupen vielfach kein echter Aposematismus zugrunde zu liegen scheint, sondern eher ein Pseudaposematismus; ein Bluff also, oder die Nachahmung einer generellen Warnfärbung anderer ungenießbarer Tiere (PASTEUR 1982). Die Kombination von Körpergröße und rein mechanischen Wehrorganen (Stacheln) liefert eine scheinbar günstige Konfiguration für die Ausbildung von solch pseudaposematischen Trachten, besonders wenn sie durch Geselligkeit verstärkt wird; bei den großen Bunaeini-Raupen scheint solch ein Bluff ein evolutiv sehr erfolgreiches Rezept zu sein. Wie oben auseinandergesetzt, ist die Unterscheidung zwischen Aposematismus und Pseudaposematismus jedoch relativ und vom betroffenen Prädator abhängig. – Weiter fällt auf, daß die bei Raupen von Sphingidae und Papilionidae relativ häufige Abschreckungstracht der Schlangenkopfmimese (laterale Augenflecken im Vorderkörperbereich, meist verbunden mit einem angedeuteten „Mundschlitz", bei Papilioniden durch das Osmaterium sogar mit einer „Schlangenzunge") bei etwa gleichgroßen Saturniinae-Raupen nach unserer Kenntnis überhaupt nicht vorkommt.

Die Imagines der Saturniinae zeichnen sich generell ebenfalls eher durch Tarn- als durch Warnfarbigkeit aus. Als Hauptgründe dafür sind gleichfalls die Körpergröße und die begrenzte Fähigkeit, pflanzliche Giftstoffe zu verwerten, zu nennen. Auf konkrete Homotypie (BATESsche Mimikry) gegründete Warnfarbigkeit wird durch die dominant nächtliche Lebensweise der Imagines stark eingeschränkt; eine solche Nachahmung erfordert Tagaktivität entweder als Voraussetzung oder als gleichzeitige Entwicklung. Dagegen scheint die abstrakte Homotypie der Schreckaugen auf den Hinterflügeln (Imitation von Eulenaugen) in Kombination mit Tarnfarbigkeit der Vorderflügel ein erfolgreiches und bei Saturniiden leicht zu entwickelndes Schutzrezept zu sein; die Flügelocelle ist im Grundplan des Saturniidenflügels schon enthalten und braucht nur ausgebaut werden, wie das die neuweltlichen Hemileucinae ebenfalls, aber wohl unabhängig von den Saturniinen getan haben.

Im Vergleich der imaginalen und larvalen Trachten der Saturniinae ist ein weiterer Aspekt von Bedeutung, nämlich die extreme Kurzlebigkeit der Falter gegenüber einer sehr viel längeren Lebensdauer der Raupen. Saturniidenraupen führen ein beträchtlich langes (4–8 Wochen; manche

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



neotropische Hemileucinae und einige altweltliche Arten der Saturniinae [z. B. *Saturnia pinratanai:* LAMPE & NÄSSIG 1994] noch teilweise sehr viel länger, bis über 6 Monate), seßhaftes und bloßgestelltes Leben auf ihren Futterpflanzen und sind somit vielen Prädatoren über eine lange Zeit hindurch ausgesetzt; die Imagines dagegen sind sehr kurzlebig (meist 3–5 Tage), mobil (können flüchten) und generell nachts und nur während weniger Stunden aktiv, während sie tagsüber in der Regel gut getarnt in der Vegetation sitzen, so daß verhältnismäßig wenige Prädatoren erfolgreich nach ihnen suchen können. Während die Raupen daher einer effektiven Schutztracht große Bedeutung zukommen lassen müssen, ist dies bei den Imagines offenbar weniger wichtig. Da sich die Imagines der Saturniinae meist schon in derselben Nacht nach ihrem Schlupf fortpflanzen und die Weibchen spätestens in der nächsten Nacht den Großteil ihrer Eier ablegen, dürfte bei ihnen das Entgehen von Prädatoren durch Schutztrachten einer wirksamen Fortpflanzungsstrategie untergeordnet sein. Überleben ist das Leitprinzip der Raupen, Fortpflanzung das der Falter. Es ist also zu erwarten, daß die Trachten der Imagines unter weit geringerem Selektionsdruck durch Prädation stehen als die ihrer Raupen und daß eine „neutrale" Tracht in vielen Fällen für das kurze Leben des Falters ausreichen könnte. Solch eine neutrale Tracht ist evolutiv gesehen sicher eine „billigere" Lösung als eine aufwendige und komplizierte Tarn- oder Warntracht und mag in vielen Fällen den bizarren und scheinbar „funktionslosen" Trachten gerade der extrem großen Arten (z. B. Attacini) zugrunde liegen. Das Vorkommen von stark unterschiedlichen Selektionsdrücken bei Raupen und bei Faltern scheint durch die deutliche, negative Korrelation zwischen gleichen Larval- und Imaginaltrachten bei den Saturniinen generell und die statistisch bedeutungsvolle Häufigkeit von Strategiewechseln bestätigt zu werden: Entweder hat solch ein Wechsel an sich selektiven Wert, oder der Selektionsdruck durch Prädation im kurzlebigen Imaginalstadium ist so gering, daß die Imaginaltracht in der Analyse möglicher Korrelationen kaum von Bedeutung ist und eher quasi zufällig verteilt ist.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich letztlich, daß Trachtenmerkmale bei Saturniidenraupen in taxonomischen und phylogenetischen Analysen nur mit großer Umsicht zu gebrauchen sind. Wenn die Trachten der Altraupen unter großem Selektionsdruck durch Prädation stehen, ergibt sich zwangsläufig, daß ähnliche Trachten durch ähnliche Selektionsdrucke hervorgerufen werden, aber unabhängig voneinander entwickelt sein können. Als Beispiel seien hier die auffälligen, formauflösenden Silberdornen genannt, die sowohl bei afrikanischen Bunaeini (z. B. *Gy-*

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

*nanisa*) als auch bei amerikanischen Ceratocampinae (z. B. *Syssphinx*) vorkommen; die in beiden Fällen gegebene Feinblättrigkeit der Futterpflanzen (fiederblättrigen Leguminosen) hat hier völlig unabhängig voneinander eine sehr ähnliche Tarntracht hervorgerufen. Ähnliche Silberflecke kommen zwar beispielsweise bei asiatischen und amerikanischen *Antheraea*-Raupen vor (Saturniini); jedoch sind diese Raupen ohne Dornen und Höcker und leben auf nicht so kleinblättrigen Futterpflanzen (u. a. *Quercus*-Arten), so daß der umrißauflösende Effekt etwas anders zustandekommt. Wenn larvalmorphologische Merkmale in phylogenetischen Untersuchungen benutzt werden, sind diese eher von den frühen Larvalstadien (besonders dem ersten) als den Altraupen abzuleiten; in den frühen Stadien sind die taxonomisch wichtigen Merkmale noch kaum durch den zunehmenden Selektionsdruck der späteren Stadien modifiziert bzw. reduziert.

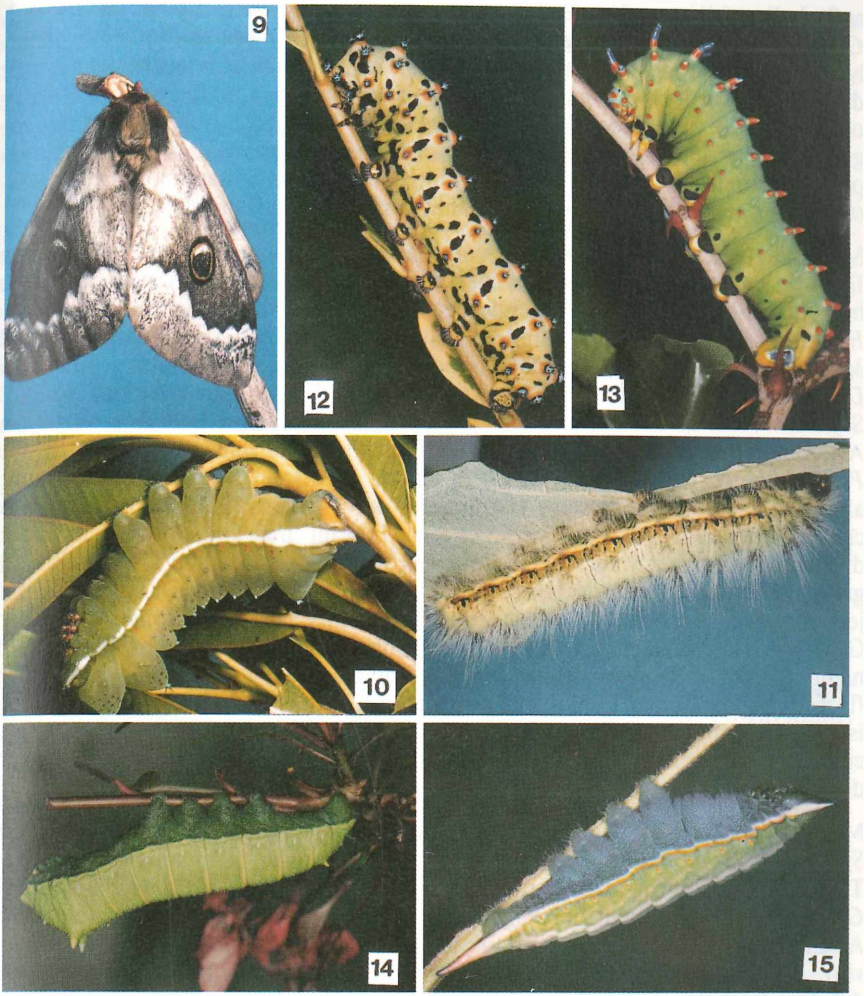
## Anhang: Diskussion der Monophylie der Ludiini

Die Gattung *Micragone* (nicht jedoch *Decachorda*) wurde unlängst (nach Fertigstellung des Manuskripts des vorliegenden Artikels) von MINET (1994: 83) ebenfalls zu den Ludiinae (bei ihm als eine Unterfamilie der Saturniidae) gestellt, und in seiner Ableitung wurde diese Gruppe durch fünf vermutete Synapomorphien gestützt. Von diesen Merkmalen ist jedoch nur (b"), die körnige Puppenhülle (vergl. oben), einigermaßen sicher als eine Synapomorphie zu bewerten, die anderen vier von ihm genannten Übereinstimmungen sind entweder kaum als solche zu interpretieren, oder sie kommen nicht bei allen Ludiinen vor, dafür aber auch außerhalb der Gruppe. Die Monophylie der Ludiini und die ihr zugrundeliegenden Synapomorphien werden deswegen hier eingehender besprochen.

MINETs Merkmal (a"), der sogenannte verkürzte Dorsalscolus des 8. Abdominalsegments (A8) der Larve, beruht auf einer Fehlinterpretation; außerdem ist bei MINET nicht klar, ob die sogenannte Verkürzung relativ zu umliegenden Scoli oder relativ zum A8-Dorsalscolus anderer Saturniidenraupen gemeint ist. Bei allen bekannten Ludiinenlarven sind ***alle*** Scoli kurz und kuppelförmig, der Dorsalscolus von A8 jedoch immer gleich lang oder sogar stärker ausgebildet als die umgebenden. Bei *Orthogonioptilum* (*O. incanum*) ist er sogar der stärkste Scolus überhaupt, bei den anderen Gattungen sind die Thorakalscoli im allgemeinen am größten. Bei *Vegetia* (alle Arten), *Goodia* (*G. kuntzei*) und *Decachorda* (*D. rosea*) trägt A8 außerdem bis in die Altraupe keinen einzelnen (verschmolzenen) Dorsalscolus, sondern zwei getrennte wie auf allen anderen Segmenten; diese sind von gleicher Größe wie die umliegenden Scoli. Ein vergrößerter (relativ zu den umliegenden Scoli) verschmolzener A8-Dorsalscolus tritt wohl bei mehreren anderen Saturniidengruppen auf, in Afrika z. B. bei *Usta* (Pseudapheliini), *Cinabra, Pseudobunaea* (Bunaeini), *Argema* (Saturniini;

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at






## Farbtafel 2: Tarn- und Warntrachten bei Imagines und Altraupen

**Abb. 9:** Imaginaltracht II: *Usta terpsichore*. **Abb. 10:** Larvaltracht T1: *Lobobunaea angasana;* generell tarnende, ungeschützte Raupe mit Blattrippennachahmung durch den Lateralstreifen. **Abb. 11:** Larvaltracht T1: *Ludia delegorguei;* tarnfarbige Morphe einer polymorphen, durch Wehrborsten auf den Scoli geschützten Art. **Abb. 12:** Larvaltracht T2: *Eupackardia calleta;* durch Sekretstechborstenscoli geschützte tarnfarbige Raupe mit warnenden Musterdetails. **Abb. 13:** Larvaltracht T2: *Epiphora bauhiniae;* ungeschützte tarnfarbige Raupe mit warnenden Musterdetails im Nahbereich. **Abb. 14:** Larvaltracht T3: *Rhodinia fugax* (Foto R. LAMPE); deutlich gegenschattierte getarnte Raupe mit dunklerer Ventralseite. **Abb. 15:** Larvaltracht T3: *Pselaphelia flavivitta;* gegenschattiert getarnte Raupe. Von oben wirkt die Raupe zusätzlich grün blattmimetisch, vergl. Abb. 36 bei NÄSSIG (1994 b) in diesem Heft.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



außerhalb Afrikas auch z. B. bei *Actias, Antheraea* [jeweils die meisten Arten], *Cricula, Opodiphthera* [jeweils einige Arten]) und *Epiphora* (Attacini; außerhalb Afrikas die meisten Arten der Tribus), ist in diesen aber auch nicht immer die Regel. Darüber hinaus ist zu bezweifeln, ob einer einfachen Verkürzung oder Vergrößerung des A8-Dorsalscolus große phylogenetische Bedeutung zugemessen werden kann. Es ist der typische Stechborstenscolus der Ludiinenraupen mit seinen Baueigenarten schlechthin, der hier als Synapomorphie zu werten ist (vergl. oben), nicht ein sogenannt verkürzter A8-Dorsalscolus.

Merkmal (c"), die Abwesenheit von Rami im distalen Teil des männlichen Fühlers, ist ebenfalls detaillierter zu betrachten. Zwar können bei den Ludiinen bis über 20 der distalen Antennensegmente ohne Rami sein (einige *Ludia, Holocerina*), in der Regel sind es jedoch 10–15, bei *Vegetia ducalis* und *Micragone ansorgei* nur 7–8, bei *Goodia kuntzei* lediglich die letzten 4 und bei *Decachorda* (mit außerdem bipektinaten Antennen!) nur die letzten 1–2 Segmente, die keine Rami tragen. Diese Anzahl ist innerhalb der einzelnen Arten meist individuell variabel. Im Vergleich sind bei Bunaeini-Gattungen wie *Pseudobunaea* und *Athletes* ebenfalls bis zu 15 distale Segmente ohne Rami; allerdings ist bei diesen Gattungen der distale Fühlerteil nicht so charakteristisch abgeknickt wie bei den Ludiini und die Abwesenheit der distalen Rami daher wahrscheinlich eine Konvergenzerscheinung. Ein habituell ganz gleich aussehender abgeknickter Antennentyp wie bei den Ludiini kommt jedoch auch bei den neuweltlichen Ceratocampinae vor (besonders bei der Gattung *Syssphinx*). Die einfache Abwesenheit der distalen Rami kann daher nicht allein als Synapomorphie der Ludiini bewertet werden, und selbst der flach quadrupektinate Fühler mit abgeflachten Rami (wie oben charakterisiert) ist wahrscheinlich eher eine Symplesiomorphie innerhalb der Saturniidae als eine Synapomorphie. Nur innerhalb der Unterfamilie Saturniinae zeichnet er die Ludiini aus.

MINETs Merkmal (d"), die starke Abknickung der Vorderflügelcosta nahe der Spitze von Sc vor dem Apex, ist ebenfalls zum einen nicht universell in der Tribus Ludiini vorhanden (kaum ausgebildet z. B. bei *Ludia delegorguei* und *Goodia kutzei,* gar nicht bei *Vegetia*), zum anderen kommt eine vergleichbare Abknickung oder Biegung ebenfalls bei Bunaeini (z. B. *Athletes,* viele *Imbrasia*), Pseudapheliini (z. B. *Pselaphelia, Urota*), Saturniini (z. B. *Argema*) und Attacini (mehrere *Epiphora*) vor. Bevor dieses Merkmal daher als Synapomorphie der Ludiinen in Frage kommen kann, muß es sehr viel genauer definiert und von vergleichbaren Entwicklungen in anderen Gruppen abgegrenzt werden.

Merkmal (e") letztlich, die rosa Färbung im basal-hinteren Teil der Vorderflügelunterseite, ist innerhalb der Ludiini ebenfalls nicht konstant (fehlt also bei z. B. *Holocerina, Goodia, Orthogonioptilum, Carnegia* und *Decachorda*), kommt aber wiederum auch bei beispielsweise den Bunaeini vor (z. B. *Ubaena, Imbrasia zambesina, I. jamesoni, Lobobunaea goodii*), und zwar anscheinend immer dann, wenn der basal-vordere Teil der Hinterflügeloberseite ebenfalls rosa oder rot gefärbt ist (also wahrscheinlich ein Teil des Schreckeffekts der Augenflecken, vergl. Trachtentyp III). Die rosa Färbung auf der Unterseite der

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



Vorderflügel kann also weder als echte Synapomorphie der Ludiini gewertet werden noch als ein Merkmal des „Grundplans" dieser Gruppe; höchstens läßt sich eine farbliche Übereinstimmung zwischen hinterer Vorderflügelunterseite und vorderer Hinterflügeloberseite generell als Grundplankondition postulieren, dann aber für die gesamte Unterfamilie Saturniinae oder noch weiter gefaßt. Für ein solches Postulat ist jedoch eine eingehende Stuidie erforderlich.

Obwohl also nur eines von MINETs „übereinstimmenden Merkmalen" mit einiger Sicherheit als Synapomorphie der Ludiini zu bewerten ist, scheint die Monophylie der Gruppe insgesamt kaum in Frage zu stehen. Ebenso wie diese eine mutmaßliche Synapomorphie scheinen alle anderen starken Übereinstimmungen präimaginale Merkmale zu sein, und die Monophylie der Ludiini ruht zur Zeit in erster Linie auf den Merkmalen des Larvenscolus, der gefiederten Raupenhaare, der gerunzelten Puppe und des zwischen Detritus gesponnenen dünnen Kokons. Es sind auch genau diese Merkmale, die die Stellung von *Decachorda* in der Tribus Ludiini unterstützen.

## Dank

Die Autoren danken Richard S. PEIGLER (Denver Museum of Natural History, Denver, Colorado, USA) sowie Dr. Claude LEMAIRE (Gordes, Frankreich) für die stete und fruchtbare Kooperation. Beide sowie Rudolf E. J. LAMPE (Nürnberg), Ulrich PAUKSTADT (Wilhelmshaven) und Gerhard RAGUS (Oldenburg) stellten ihre Diaarchive und Zuchtprotokolle zur Auswertung zur Verfügung. Neville DUKE (Swaziland) und Professor Abraham VAN WYK (Universität Pretoria) steuerten wertvolle Information über Raupen und Pflanzen bei. Konrad FIEDLER und Petra ZUB waren während der Erstellung des Posters und des Manuskripts stets mit kritischen Ratschlägen zur Hand, Konrad FIEDLER insbesondere auch bei der Statistik.

## Literatur

ANDERSON, L. A. P., & KOEKEMOER, J. M. (1969): Toxic bufadienolides from *Melianthus comosus* VAHL. – J. South Afr. Chemical Inst. **22:** 119–124.

BAUMGARTEN, H.-T., & FIEDLER, K. (1994): Zum Abwehrverhalten der Raupen von *Saturnia (Eudia) pavonia* (Lepidoptera: Saturniidae) gegenüber Ameisen. – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/ Main, N.F. **15** (3): 315–322.

BLEST, A. D. (1957 a): The function of eyespot patterns in Lepidoptera. – Behaviour **11:** 209–255.

––––– (1957 b): The evolution of protective displays in the Saturnioidea and Sphingidae (Lepidoptera). – Behaviour **11:** 257–309.

BOUVIER, E.-L. (1927): Sur les Saturniens d'Afrique. – Compte rendu Acad. Sci. colon. France **184:** 1289–1292.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

16

17

18

19

20

21

22

23

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



––––– (1928): Observations sur la structure et le classement des Saturniens d'Afrique. – Mém. Acad. Sci. **59** (4): 1–42.

––––– (1934): Nouvelles considérations sur les saturnites africains. – Compte rendu Acad. Sci. colon. France **198:** 1652–1655.

––––– (1936): Étude des Saturnioïdes normaux. Famille des Saturniidés. – Mémoirs Muséum nation. Hist. natur. (Nouv. Sér.) **3** (1): 1–354.

BOWERS, M. D. (1990): Recycling plant natural products for insect defense, S. 353–386 *in:* EVANS, D. L., & SCHMIDT, J. O. (Hrsg.), Insect defenses. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators. – Albany (NY) (State Univ. of New York).

COMMON, I. F. B. (1990): Moths of Australia. – Carlton, Victoria (Melbourne Univ. Press).

DARGE, P. (1990): Deux espèces nouvelles du groupe de *Micragone colettae* ROUGEOT (Lepidoptera, Saturniidae, Ludiinae). – Lambillionea **90:** 59–63.

DEML, R., & DETTNER, K. (1990): Chemical defense of *Eudia (Saturnia)* [sic] *pavonia* caterpillars. – Naturwissenschaften **77:** 588–590.

–––––, & ––––– (1993): Biogenic amines and phenolics characterize the defensive secretion of saturniid caterpillars (Lepidoptera: Saturniidae): a comparative study. – J. comp. Physiol. **B 163:** 123–132.

DUFFEY, S. S. (1980): Sequestration of plant natural products by insects. – Annual Rev. Entomol. **25:** 447–477.

JEFFORDS, M. R., STERNBURG, J. G., & WALDBAUER, G. P. (1979): BATESian mimicry: field demonstration of the survival value of pipevine swallowtail and monarch color patterns. – Evolution **33:** 275–286.

---

## Farbtafel 3: Tarn- und Warntrachten bei Altraupen

**Abb. 16:** Larvaltracht T4: *Aurivillius aratus;* ungeschützte formauflösend getarnte Raupe mit Silberdornen und leichter Gegenschattierung auf kleinblättriger Leguminose. **Abb. 17:** Larvaltracht T4: *Loepa megacore* (Foto R. LAMPE); durch Wehrborsten geschützte Raupe, die durch außergewöhnliche Leuchtfarbenflecke und eine asymmetrische Ruhehaltung (vergl. NÄSSIG & TREADAWAY 1988) ein vertrocknetes Blatt mit Löchern nachahmt. **Abb. 18:** Larvaltracht T5: *Orthogonioptilum incanum* (Foto N. DUKE); schattenaufhebend dorsoventral abgeflachte, getarnte Raupe mit seitlichen Borstenbüscheln auf dem Stamm der Futterpflanze. **Abb. 19:** Larvaltracht W1: *Holocerina smilax;* aposematische Raupe, durch Wehrborsten geschützt. Vergleiche die Parallelität mit Abb. 21! **Abb. 20:** Larvaltracht W1: *Saturnia spini* (Foto R. LAMPE); aposematische Raupe, durch Wehrborsten geschützt. **Abb. 21:** Larvaltracht W1: *Eochroa trimenii;* durch Fraß an hochgiftiger Pflanze geschützte aposematische Raupe; gleiche Warntracht wie in Abb. 19. Vergleiche dazu auch die fast identische Warntracht von *Pseudaphelia apollinaris* in Abb. 35 bei NÄSSIG (1994 b) in diesem Heft. **Abb. 22:** Larvaltracht W2: *Melanocera menippe;* pseudaposematische, ungeschützte, auffällige gefärbte Raupe. **Abb. 23:** Larvaltracht W2: *Epiphora* sp. n.; wie Abb. 22, andere Farbkombination.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



JORDAN, K. (1922): A monograph of the Saturnian subfamily Ludiinae. – Novit. Zool. **29:** 249–326.

LAMPE, R. E. J., & NÄSSIG, W. A. (1994): Zuchtbericht der thailändischen *Saturnia (Saturnia) pinratanai* (Lepidoptera: Saturniidae). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. **15** (3): 305–314.

LEDERHOUSE, R. C. (1990): Avoiding the hunt: primary defenses of lepidopteran caterpillars, S. 175–189 *in:* EVANS, D. L., & SCHMIDT, J. O. (Hrsg.), Insect defenses. Adaptive mechanisms and strategies of prey and predators. – Albany (NY) (State Univ. of New York).

LEMAIRE, C. (1980): Les Attacidae Americains. Arsenurinae. – Neuilly-sur-Seine (Éd. C. Lemaire).

––––– (1988): Les Saturniidae Americains. Ceratocampinae. The Saturniidae of America. Los Saturniidae Americanos. – San José, Costa Rica (C. Lemaire & Museo Nacional).

MICHENER, C. D. (1952): The Saturniidae (Lepidoptera) of the Western Hemisphere. Morphology, phylogeny and classification. – Bull. Amer. Mus. nat. Hist. **98** (5): 335–501.

MINET, J. (1994): The Bombycoidea: Phylogeny and higher classification (Lepidoptera: Glossata). – Entomol. scand. **25:** 63–88.

NÄSSIG, W. A. (1989): Wehrorgane und Wehrmechanismen bei Saturniidenraupen (Lepidoptera, Saturniidae). – Verh. 1. Westdtsch. Entomol.-Tages **1988:** 253–264.

––––– (1991 a): Biological observations and taxonomic notes on *Actias isabellae* (GRAELLS) (Lepidoptera, Saturniidae). – Nota lepid. **14** (2): 131–143.

––––– (1991 b): New morphological aspects of *Antheraea* HÜBNER and attempts towards a reclassification of the genus (Lepidoptera, Saturniidae). – Wild Silkmoths **'89-'90** (Hrsg. H. AKAI & M. KIUCHI): 1–8.

––––– (1994 a): Vorschlag für ein neues Konzept der Gattung *Saturnia* SCHRANK 1802 (Lepidoptera: Saturniidae). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. 15 (3): 253–266.

––––– (1994 b): Zur Präimaginalmorphologie von *Saturnia (Rinaca) zuleika* und *S. (R.) thibeta* sowie Anmerkungen zu den Salassinae (Lepioptera: Saturniidae). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. **15** (3): 409–438.

–––––, & OBERPRIELER, R. G. (1990): Mimetischer oder aposematischer Habitus – ein Vergleich larvaler und imaginaler Strategien bei Saturniinen (Lepidoptera, Saturniidae). – Verh. Dtsch. Zool. Ges. **83:** 655.

–––––, & ––––– (1994): Notes on the systematic position of *Sinobirma malaisei* (BRYK 1944) and the genera *Tagoropsis, Maltagorea,* and *Pseudantheraea* (Lepidoptera, Saturniidae: Saturniinae, Pseudapheliini). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F. **15** (3): 369–382.

–––––, & TREADAWAY, C. G. (1988): Bemerkungen über die *Loepa*-Arten der Philippinen (Lepidoptera, Saturniidae). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, Frankfurt/Main, N.F., **9** (3): 159–176.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at



OBERPRIELER, R. G. (1991): Defence strategies in emperor moth larvae (Lepidoptera: Saturniidae). – Proc. Eighth Entomol. Congr., Entomol. Soc. South. Africa: 84.

PASTEUR, G. (1982): A classificatory review of mimicry systems. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **13:** 169–199.

PEIGLER, R. S. (1989): A revision of the Indo-Australian genus *Attacus*. – 167 S., Beverly Hills (Lep. Res. Found.).

PINHEY, E. C. G. (1972): Emperor Moths of South and South Central Africa. – 150 S., Kapstadt (C. Struik).

PRIESNER, E. (1968): Die interspezifischen Wirkungen der Sexuallockstoffe der Saturniidae (Lepidoptera). – Z. vergl. Physiol. **61:** 263–297.

ROUGEOT, P.-C. (1962): Les Lépidoptères de l'Afrique noire occidentale. Fasc. 4, Attacidés (= Saturniidés). – Initiations africaines (Institut français d'Afrique Noire, Dakar) **14:** 1–214.

SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik, 7. Aufl. – Berlin, Heidelberg, New York (Springer).

SCHMIDT, J. O. (1982): Biochemistry of insect venoms. – Ann. Rev. Entomol. **27:** 339–368.

SCHÜSSLER, H. (1933–1936): Saturniidae, Sysphingidae. *In:* STRAND, E. (Hrsg.), Lepidopterorum Catalogus, partes 55, 56, 58, 65, 70. – s'Grevenhage (W. Junk).

SCOBLE, M. J. (1992): The Lepidoptera. Form, function and diversity. – New York (Oxford Univ. Pr.).

STERNBURG, J. G., WALDBAUER, G. P., & JEFFORDS, M. R. (1977): BATESian mimicry: selective advantage of color pattern. – Science **195:** 681–683.

WALDBAUER, G. P., & STERNBURG, J. G. (1976): Saturniid moths as mimics: An alternative interpretation of attempts to demonstrate mimic advantage in nature. – Evolution **29:** 650–658.

WITTHOHN, K., & NAUMANN, C. M. (1987): Cyanogenesis – a general phenomenon in the Lepidoptera? – J. chem. Ecol. **13** (8): 1789–1809.

## Anschriften der Verfasser:

Rolf G. OBERPRIELER, Biosystematics Division,
Plant Protection Research Institute, Private Bag X134,
Pretoria 0001, Republik Südafrika

Dipl.-Biol. Wolfgang A. NÄSSIG, Schumacherstraße 8,
D-63165 Mühlheim am Main, Bundesrepublik Deutschland